

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Библиотека журнала
«Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал»

Выпуск 7

Б.М. МИРКИН, Л.Г. НАУМОВА

**ВВЕДЕНИЕ
В СОВРЕМЕННУЮ НАУКУ
О РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Москва
ГЕОС
2017

УДК 58
ББК 28.5
М 56

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Введение в современную науку о растительности. – М.: ГЕОС, 2017. – 280 с.
ISBN 978-5-89118-745-0

Книга посвящена анализу отношений растений и условий среды в пространстве и во времени от индивидуума и популяций до крупных фитоценозов. Особое внимание уделено жизненным формам и эколого-ценотическим стратегиям растений. Приведены отличия популяций растений и животных. Дана современная трактовка фитоценоза и его признаков. Книга включает практикум по классификации современной растительности.

Издание предназначено для научных работников, студентов, а также широкого круга лиц, интересующихся проблемами биологии и экологии растений, геоботаники, флористики и ботанической географии.

Авторы посвящают свою книгу незабвенному Сергею Викторовичу Мейену – нашему наставнику в вопросах теории науки и жизни

Предисловие

Наука о растительности (НОР) – это междисциплинарный комплекс (МДК), включающий несколько наук, исследующих отношения растений и условий среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до крупных фитохорий. В целом по объему он соответствует геоботанике в широком понимании Г. Вальтера [1982] и науке о растительном покрове в понимании Б.А. Юрцева.

Словосочетание «Наука о растительности» точно соответствует английскому «Vegetation Science». Этот МДК координируется Международной ассоциацией науки о растительности (International Association for Vegetation Science) и укладывается в тематику публикаций ее центрального печатного органа «Journal of Vegetation Science».

Авторы полагают, что освоение студентами НОР позволяет, с одной стороны, сформировать целостное представление о закономерностях отношений растений и условий среды на уровнях от организма до крупных фитохорий, а с другой – изучить экологию как науку об экосистемах. Поскольку условия среды и гетеротрофные компоненты не входят в состав растительных сообществ и растительности в целом, но определяют их, рассматривать растительность в отрыве от этих компонентов экосистем невозможно. По существу НОР – это вариант экологии с акцентом на роль и особенности состава, структуры и функции автотрофного компонента экосистемы. Гетеротрофная биота и условия среды, не являясь признаками растительности, постоянно стоят за ними [Миркин, Наумова, 2012, 2014; Онопченко, 2013].

Литература о НОР столь обширна, что авторы были вынуждены ограничить библиографический список самыми необходимыми источниками, причем предпочтение отдано работам последних десятилетий. Тем не менее приводимый список достаточен для того, чтобы студент, который проявил интерес к НОР, или аспирант, начинающий работу над диссертацией по аналогичной тематике, смог получить «ариаднину» для вхождения в библиографическое пространство НОР.

Охватить весь объем НОР в одной книге крайне сложно, и потому авторы отказались от рассмотрения экологической физиологии растений (хотя некоторые ее аспекты были использованы при интерпретации типов стратегий) и географии растительности.

Авторы благодарны за консультации Л.И. Малышеву (вопросы ботанической географии), Ю.А. Злобину (популяционная биология растений). Особую признательность авторы выражают рецензентам Л.Б. Заугольной и В.Г. Онопченко за доброжелательный конструктивный анализ рукописи.

Введение

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ КОМПЛЕКС НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО СТРУКТУРА

Структура современной науки отражает лавинообразное увеличение объема знания и формируется под влиянием двух противоположных тенденций: центробежной – дифференциации наук и центростремительной – их интеграции. Вторая тенденция уравнивает первую и ведет к появлению, с одной стороны, наук-гибридов (биофизика, биохимия) или наук общетеоретического характера (общая биология, синергетика), а с другой – «наук второго уровня» – междисциплинарных научных комплексов (МДК), объединяющих несколько дисциплин, с разных сторон и на разных уровнях организации исследующих один и тот же объект. Именно в рамках МДК удастся наиболее эффективно организовывать «научные команды» для решения проблем, требующих участия специалистов разного профиля, и интегрировать результаты научных исследований.

В настоящем курсе излагаются основы МДК «наука о растительности» (НОР, Vegetation Science, VS).

Наука о растительности (НОР) исследует закономерности отношения растений с условиями среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до растительности крупных фитоценозов [Миркин, Наумова, 2012, 2014].

Ботанические науки организменного уровня за пределами НОР в той или иной мере также связаны с изучением отношений растений и условий среды, однако в этом случае влияние среды опосредствовано через закономерности биохимии, генетики, анатомии, гистологии, морфологии и т.д. (из них для НОР, безусловно, наиболее важна систематика растений). На уровнях ниже организма «эндоэкологические» закономерности, отражающие реакции клеток, тканей и органов растений на изменения условий среды, исследуют науки других МДК.

В табл. 1 показана структура современной НОР на основе традиционной для современной биологии системы уровней организации живой материи.

Междисциплинарный комплекс НОР включает как науки, которые были достаточно развиты уже в начале прошлого столетия (физиогномика – учение о жизненных формах), так и те, что сформировались в начале нашего столетия (фитоценология), и, наконец, те, которые получили развитие только в последние десятилетия XX века (симфитосоциология, популяционная биология, учение о стратегиях).

Таблица 1

Структура современной НОР

Уровень организации объекта исследований	Наука	Предметы изучения
<i>Организменный</i>	Экологическая физиология растений	Физиологические механизмы приспособления растений к экологическим условиям
<i>Популяционный</i>	Популяционная биология растений	Популяций растений: их размер, генетическое и фенетическое разнообразие, пространственная структура и механизмы регулирования плотности
<i>Видовой</i>	Экология растений	Экологическая морфология (жизненные формы), экологическая биология (отношение с фитофагами, способы питания, опыления, распространения плодов), закономерности распределения видов по различным местообитаниям, типы поведения (стратегий) видов
	Ботаническая география	Географические ареалы видов
<i>Фитоценотический</i>	Фитоценология	Растительные сообщества: видовой состав, структура (симморфология), фенология, продуктивность, экология (синэкология), формы циклической и векторизованной динамики; классификация и география растительных сообществ (синтаксономия)
<i>Инфраценотический</i>	Флористика	Флора
	Фитоценология	Топографические континуумы; типология комплексов растительности (симфитосоциология), составление карт растительности, геоботаническое районирование

При написании учебника авторы несколько отошли от последовательности разделов НОР, приведенной в табл. 1. Вначале рассматриваются закономерности видового уровня организации как первооснова любых обобщений в области НОР. Далее мы «спускаемся вниз» к популяционному анализу и «поднимаемся вверх» – к фитоценологии и исследованию фитохорий растительности уровня, более высокого, чем фитоценоз.

Часть 1

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ

УРОВЕНЬ

Несмотря на то что в иерархии структурных уровней организации растительности уровень вида расположен выше уровня популяции, сначала рассмотрим закономерности видового уровня. В конечном итоге популяция – это самый drobный экологический вариант вида, и, не зная свойств целого, сложно говорить о свойствах его частей.

Для исследований на видовом уровне используются методы физиологии, морфологии, анатомии, географии растений, фитоценологии, а также систематики растений и наук, исследующих непосредственно факторы среды, влияющие на растения (в первую очередь – почвоведения и геоморфологии). На этой основе каждому исследуемому виду дается характеристика, позволяющая объяснить их приспособление к определенным типам местообитаний, к определенному спектру фитоценозов и занимаемый им географический ареал.

Все признаки видов, отражающие их отношения с условиями среды, можно разделить на три группы, переходящие одна в другую.

Биологические признаки. Характеризуют способ питания (симбиотрофия, полупаразитизм, паразитизм), отношения с фитофагами (соотношение поедаемости и отрастания), репродуктивный процесс (тип опыления и распространения плодов и семян).

Экологические признаки. Характеризуют распределение видов в пространствах местообитаний и растительных сообществ, а также их географический ареал и физиогномику, то есть жизненную форму как комплекс морфолого-физиологических признаков, посредством которых вид адаптирован к определенным наборам абиотических и биотических факторов среды.

Стратегические признаки. К ним относятся особенности биологии и экологии видов, позволяющие им преодолевать сопротивление среды: захватывать и удерживать ресурсы за счет конкуренции с другими организмами, переживать различные варианты стресса и нарушения.

Экология и биология каждого вида индивидуальна: нет двух видов, которые были бы одинаково распределены на градиентах экологических факторов, имели идентичную жизненную форму и полностью совпадающие географические ареалы. Нет двух видов с абсолютно одинаковой стратегией жизни. Этот феномен, открытый в начале XX столетия, связан с именами российского ученого Л.Г. Раменского и американского ботаника Г. Глизна.

Из соображений удобства виды со сходной экологией (жизненной формой, ареалом, стратегией) объединяют в типы. Такая редукция, безусловно, упрощает реальную картину, но ее результаты удобны для практического использования. Полезность ее можно проиллюстрировать на бытовом примере: несмотря на индивидуальность формы тела человека, для массового пошива разработана система размеров одежды и обуви.

В дальнейшем каждый признак экологии видов мы будем характеризовать именно такими упрощенными системами типов. Однако следует помнить об их условности и неизбежности наличия переходов между ними.

Глава 1

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

Раздел НОР, который исследует морфологические особенности растений, в той или иной мере отражающие условия среды, назван *физиогномикой*. Р. Уиттекер [1980] обсуждает два основных подхода в физиогномике – выделение жизненных форм (ЖФ) и форм роста (ФР). В отечественной литературе понятия ФР нет, в обиходе только понятие ЖФ.

Жизненные формы (ЖФ) – это комплекс морфологических (а также физиологических и анатомических) признаков, отражающих приспособленность вида к условиям среды, а **формы роста** (ФР) – комплекс морфологических признаков, в известной мере независимых от этих условий.

Эти понятия считал синонимами и один из крупнейших фитоценологов XX столетия Ж. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964], тем не менее в современной НОР понятия ЖФ и ФР в значительной мере дивергировали по содержанию, что во многом связано с работами Я. Баркмана [Barkman, 1979, 1988]. Баркман считал, что ЖФ отражает адаптацию организма к определенному типу местообитаний, а система ФР имеет чисто морфологическое содержание (размер растений, особенности их ветвления, степень одревеснения стебля и др.). Поскольку взгляды Баркмана не нашли последователей, система ФР имеет уже только историческое значение.

К этим двум категориям физиогномики в последние годы добавилась третья – **функциональные типы растений** (ФТР). Это по существу то же, что и ЖФ, но с особым акцентом на признаки, относящиеся к физиологии (метаболизму) растений: продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонная ритмика, адаптация к стрессам и нарушениям и т.д.

Принципиальной разницы между ФР, ЖФ и ФТР нет, так как даже если признать определенную независимость формы от функции, то все равно любая ФР не может абстрагироваться от экологических условий, а ФТР базируется на тех параметрах функции, которые отражаются во внешнем облике растений.

Система ЖФ первична: зародившись во времена Теофраста, она разрасталась и усложнялась. Системы ФР и ФТР – ее прагматические дериваты. В системе ФР предпринята попытка освободить морфологию от экологии, а в системе ФТР – экологию от формальной морфологии, то есть отобрать лишь те признаки растений, которые отражают условия среды.

1.1. Система ЖФ К. Раункиера и ее развитие



Кристен Раункиер
(1860–1938)

Истоки физиогномики лежат в работах Теофраста, А. Гумбольдта [Humboldt, 1806], А. Гризебаха [Grisebach, 1872], О. Друде [Drude, 1896, 1913], Е. Варминга [Warming, 1896], Ф. Клемента [Clements, 1920]. Тем не менее «отцом» современной системы ЖФ считается датский ботаник К. Раункиер [Raunkiaer, 1905]*.

Система К. Раункиера сыграла не меньшую роль в развитии физиогномики, чем работы К. Линнея в области систематики растений. Датский исследователь с гениальной простотой свернул все разнообразие ЖФ в небольшое число их макротипов, выделенных всего по одному критерию – положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого).

Т.К. Горышина, анализируя эту систему, пишет: «Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиологических» [Горышина, 1979, с. 280].

Жизненные формы Раункиера хрестоматийны (рис. 1) и вошли не только в экологическую и фитоценологическую литературу, но и практически во все энциклопедические справочники и словари по биологии. Различаются пять основных типов ЖФ:

- фанерофиты** (зимующие почки расположены высоко над землей);
- хамефиты** (почки расположены не выше 20–30 см от земли);
- гемикриптофиты** (почки у поверхности почвы);
- криптофиты** (почки в земле – **геофиты**, водные растения – **гидрофиты**);
- терофиты** (зимуют в стадии семян).

Предпринималось много попыток развить систему ЖФ Раункиера. Последняя попытка принадлежит Д. Мюллеру-Домбуа и Г. Элленбергу [Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974]. Система, предложенная ими, доста-

* Перечисленные работы цитируются по сводке Х.Х. Трасса [1976].

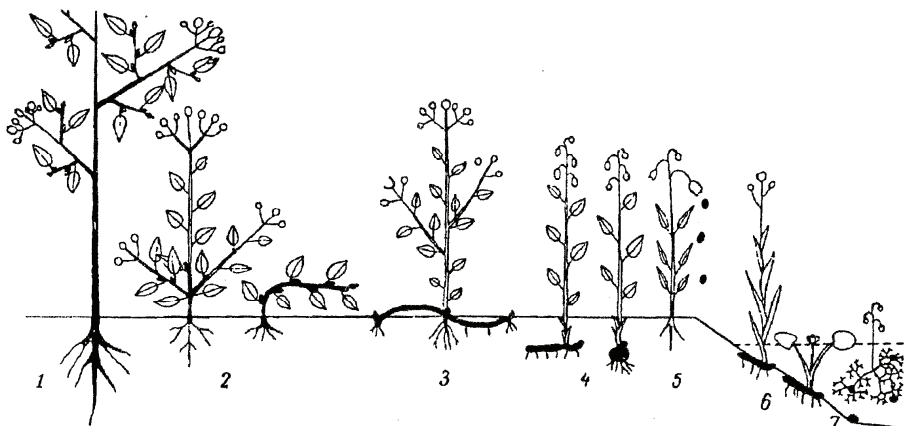


Рис. 1. Жизненные формы растений по Раункиеру (черным выделены зимующие части): 1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6, 7 – гидрофиты

точно сложная и детальная, она отражает изменения признаков растений по следующим девяти характеристикам:

типу питания (автотрофные, полуавтотрофные – полупаразиты, гетеротрофные – паразиты и сапрофиты);

анатомическому строению (кормофиты, таллофиты);

характеру автономности стебля и типу укоренения (укорененные в земле и с автономными стеблями, лианы, полуэпифиты, эпифиты, водные растения);

общей архитектонике растений (с одним главным стеблем, многочисленными стеблями; растения-подушки, растения с розеточными листьями, полурозеточными листьями, ползучими неукореняющимися стеблями, ползучими укореняющимися стеблями; цепляющиеся растения);

степень одревеснения тканей (древесные, полудревесные, травы);

сезонной ритмике (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые);

характеру органов вегетативного размножения (имеющие столоны, корневища, луковицы, почки возобновления на стержневом корне);

наличию специфических тканей (суккуленты, геломорфные растения);

дополнительным признакам (эпифиты, сапрофиты).

В итоге, классификация Раункиера детализирована и включает пять иерархических рангов. Так, фанерофиты вначале разделяются на деревья, кустарники, лианы, эпифиты; хамефиты – на кустарнички, полукустарнички и травы; гемикриптофиты – на многостебельные, розеточные, полурозеточные, с одним главным стеблем, со стелющимися стеблями, цепляющиеся растения, суккуленты и т.д.

На следующих этапах деления за критерии дробных единиц приняты тип фенологического развития растения (вечно-, летне-, зимне-, весеннезеленые) и некоторые дополнительные морфологические критерии (скажем, по характеру листьев – иглы или широкие листья у деревьев; по органам вегетативного размножения и т.д.).

Для иллюстрации приведем фрагмент системы Мюллера-Домбуа – Элленберга для фанерофитов (в редакции Х. Диршке [Dierschke, 1994]).

Система жизненных форм Мюллера-Домбуа – Элленберга для наземных сосудистых растений Центральной Европы (фрагмент)

1. Фанерофиты. Растения, превышающие по высоте 25–50 см, соответственно с высоким расположением почек возобновления.

1.1. Деревья. Отдельные стволы с разветвлением в области кроны.

Подразделение по высоте на нано- (ниже 2 м), микро- (2–5 м), мезофанерофиты (до 50 м высотой).

1.1.1. Вечнозеленые деревья.

1.1.1.1. Хвойные деревья: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*.

1.1.1.2. Жестколистные деревья: *Ilex aquifolium*.

1.1.2. Летнезеленые (листопадные) деревья.

1.1.2.1. Хвойные деревья: *Larix europaea*.

1.1.2.2. Лиственные деревья.

1.1.2.2.1. Без подземных побегов: *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus* и др.

1.1.2.2.2. С подземными побегами: *Populus tremula*, *Prunus avium*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus torminalis*, *Tilia* и др.

1.2. Кустарники. Преимущественно вертикально растущие, одревесневшие от основания до верхушек побегов (подразделение по высоте см. в разделе 1.1).

1.2.1. Вечнозеленые кустарники.

1.2.1.1. Хвойные кустарники: *Juniperus communis*.

1.2.1.2. Жестколистные кустарники: *Buxus sempervirens*, *Daphne laureola*, *Hippophae rhamnoides*.

1.2.1.3. Стланник-криволесье: *Pinus mugo*.

1.2.2. Летнезеленые (листопадные) кустарники.

1.2.2.1. Без подземных побегов: *Corylus*, *Crataegus*, *Sambucus* и др.

1.2.2.2. С подземными побегами: *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaeus*, *Frangula alnus*, *Myrica gale* и др.

1.2.2.3. С надземными стелющимися укореняющимися ветвями побегов (иногда только при определенных условиях роста): *Prunus padus*, *Ribes nigrum*, *Rubus fruticosus*, *Salix aurita* и др.

1.2.2.4. Стелющиеся: *Alnus viridis*.

1.2.3. Зимующие зеленые кустарники: *Rosa pendulina*, *Rubus fruticosus*.

1.3. Лианы. Цепляющиеся за опоры древесные растения. При больших зимних холодах становятся стелющимися растениями.

1.3.1. Вечнозеленые лианы: *Hedera helix* (с лазающими корнями).

1.3.2. Летнезеленые лианы.

Плети с усиками: *Clematis alpina*, *C. vitalba*.

Вьющиеся: *Lonicera periclymenum*, *Vitis sylvestris*.

Лазающие: *Rosa arvensis*, *Rubus caesius*, *R. fruticosus*.

1.4. Эпифиты.

1.4.1. Вечнозеленые эпифиты: *Viscum*.

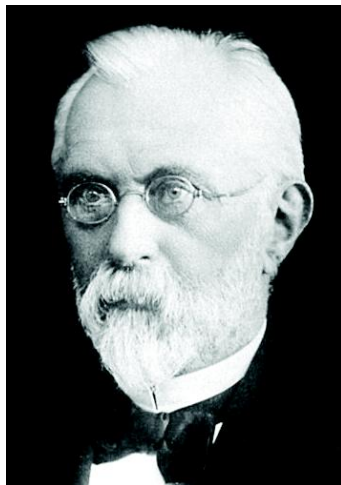
1.4.2. Летнезеленые эпифиты: *Loranthus*.

1.2. Функциональные типы растений (ФТР)

Как уже отмечалось, система ФТР – это наиболее интегрированный вариант ЖФ, впервые описанный Е. Вармингом и ориентированный на установление ограниченного числа типов. В первую очередь ФТР используются при аэрокосмическом мониторинге.

Самая обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е.О. Боксом [Box, 1996] и включает следующие типы:

1. Тропические вечнозеленые широколиственные деревья.
2. Тропические листопадные широколиственные деревья.
3. Экстратропические вечнозеленые листопадные деревья (с лавровидными, т.е. кожистыми, листьями).
4. Листопадные широколиственные деревья умеренной широты.
5. Иглолистные вечнозеленые деревья умеренной и бореальной полосы.
6. Иглолистные листопадные деревья умеренной и бореальной полосы.
7. Склерофильные вечнозеленые деревья и кустарники.
8. Склерофильно-кожистые вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники и кустарнички (растения полупустынь).
9. Листопадные кустарнички (растения полупустынь).
10. Широколиственные кустарнички с коротким периодом развития (тундровые растения).
11. Вечнозеленые кустарники, кустарнички и травы, образующие дерновины и переживающие холодные ночи в состоянии покоя (альпийские растения тропиков).
12. Граминоиды (злаки, осоки).
13. Стресс-толерантные суккуленты.
14. Травы-эфемеры.
15. Стресс-толерантные маленькие растения (мхи и лишайники).



Евгений Варминг
(1841–1924)

Существуют и региональные системы ФТР – для растений тундр [Chapin et al., 1996], саванн [Skarpe, 1996], широколиственных лесов [Bugmann, 1996], а также специальные системы ФТР, отражающие поведение растений при пирогенной восстановительной сукцессии [Condit et al., 1996], усилении выпаса [Noble, Gitay, 1996; Aguiar et al., 1996] и др. Региональные системы более детальны. Например, в тундрах как ФТР выделены осоки, разнотравье, листопадные кустарники, злаки, вечнозеленые кустарники, мхи, лишайники, листопадные деревья, вечнозеленые деревья, а в саваннах – вечнозеленые деревья, листопадные деревья с узкими листьями, листопадные деревья с широкими листьями, хамефиты, геофиты, многолетние узколистные злаки, многолетние широколистные злаки, многолетние злаки с переходным типом листа, однолетние злаки, однолетнее разнотравье.

1.3. Развитие физиогномики в российской традиции

В основу систем ЖФ российских исследователей был положен принцип разделения растений на деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, которые далее достаточно дробно делились по типу строения надземных и подземных органов [Высоцкий, 1915; Алехин, 1930] (цит. по [Алехин, 1986]). Все предложенные системы были региональными и создавались для ограниченного разнообразия типов растительности. Низшие единицы этих систем ЖФ называются **экоморфами**.

Этот опыт обобщил в своей системе ЖФ И.Г. Серебряков [1962, 1964]. Его система иерархична, достаточно сложна (в отдельных типах до 8 рангов: отдел – тип – класс – подкласс – группа – подгруппа – секция – жизненная форма) и опирается на две теоретические посылки, свойственные российской НОР периода 1950–1960-х годов:



Иван Григорьевич
Серебряков (1914–1969)

– признание адекватности структуры и функции, что позволяло рассматривать гипотетические связи между строением растений и условиями среды обитания как закономерности;

– эволюционная трактовка всех ЖФ как элементов филогенетического древа; например, от единого корня «деревья» отходили ветви на лиановидные, суккулентные, немногоствольные, стелющиеся деревья и деревья-подушки, и уже на этих ветвях деревья последовательно эволюционировали в кустарники, травянистые поли- и монокарпики.

Современное знание более прагматично (т.е. явления могут приниматься такими, какие они есть, без попыток выявить их происхождение). Общая тенденция конвергенции ЖФ разных таксонов под влиянием сходных условий не отвергается [Серебрякова, 1980; Уиттекер, 1980] и иллюстрируется формированием параллельных типов ЖФ у систематически далеких таксонов (суккулентные молочаи и кактусы, растения-подушки из семейств зонтичных, сложноцветных, бобовых). Тем не менее попыток детализировать филогенетические связи между разными типами ЖФ в современной литературе уже нет. Как в области систематики, так и при классификациях растительности и ЖФ эволюционные реставрации в силу трудной доказательности постепенно теряют популярность.

И.Г. Серебряков обосновывал свою систему огромным фактическим материалом, и потому все приводимые им единицы, от высших и до

низших, реально существуют. Эта система удобна для регионального использования, когда из нее отбирается ограниченное количество экморф, встречающихся на исследованной территории. Для обзоров глобального характера или масштаба целых материков удобнее более компактная система Мюллера-Домбуа – Элленберга или еще более обобщенные системы ФТР.

Общая структура системы ЖФ И.Г. Серебрякова следующая. Все формы растений разбиваются на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Отделы разбиты на типы. Первый – на деревья, кустарники, кустарнички; второй – на полукустарники и полукустарнички; третий – на поли- и монокарпические травы; четвертый – на земноводные, планктонные и водные травы. Каждый тип в свою очередь разделен на множество более мелких единиц.

Чтобы показать принцип деления, приведем полный список единиц для одного типа – деревьев (характеристики единиц нами сокращены):

Тип Деревья.

1 класс. Кронаобразующие деревья с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

1 подкласс. Наземные кронаобразующие деревья.

Группа А. Деревья с «обычной», лишь подземной, корневой системой.

Подгруппа а. Деревья с прямостоящими стволами. Рост стволов всегда ортотропен.

Секция 1. Одноствольные деревья с высоким стволом (лесного типа). Ствол (моноподиальный или симподиальный) в единственном числе сохраняется в течение всего онтогенеза дерева.

Секция 2. Кустовидные или немногоствольные (плейокормные) деревья субальпийского и субарктического типа. Во взрослом состоянии имеют несколько стволов, возникающих из спящих почек у основания материнского главного ствола.

Секция 3. Одноствольные деревья с низким стволом (деревья лесостепного и саванно-лесного типа или «деревья плодового типа»).

Секция 4. Саванновые деревья с водозапасающим, резко утолщенным (иногда бочковидно) мощным стволом.

Секция 5. Деревья с сезонно суккулентными однолетними безлистными побегами (деревья внетропических пустынных областей).

Подгруппа б. Деревья с лежачим укореняющимся стволом и главными ветвями – стланцы.

Подгруппа в. Деревья с лиановидным стволом.

Группа Б. Деревья, обладающие, кроме «обычных» подземных корней, еще и специализированными надземными корнями.

Подгруппа а. Деревья с «ходульными» надземными корнями в нижней части ствола.

Подгруппа б. Деревья с «дыхательными» корнями.

Подгруппа в. Деревья с «досковидными» выростами-подпорками корневого происхождения в основании ствола.

2 подкласс. Гемизипифитные кронаобразующие деревья.

Группа А. Вегетативнонеподвижные гемизипифитные кронаобразующие деревья. Воздушные корни – ложные стволы растут лишь вниз по стволу дерева-

хозяина, тесно окружая его со всех сторон; утолщение их приводит к повреждению и отмиранию ствола дерева-хозяина.

Группа Б. Вегетивноподвижные гемиепифитные, кронообразующие деревья. Воздушные корни растут не только вниз по главному стволу, но и вдоль ветвей кроны дерева-хозяина, спускаясь к земле под всей его кроной и образуя множество колонновидных «стволов» корневого происхождения.

2 класс. Розеточные деревья.

1 подкласс. Неветвящиеся розеточные деревья.

2 подкласс. Ветвящиеся розеточные деревья.

3 класс. Суккулентно-стеблевые безлистные деревья.

К сожалению, система И.Г. Серебрякова не была опубликована за рубежом и потому мало известна англоязычному читателю, хотя его работы упоминаются в обзоре Я. Баркмана [Barkman, 1988]. После публикации статьи Г. Покаржевской [Pokarzhevskaya, 1995], которая показала возможности системы ЖФ Серебрякова на примере альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа, один из наиболее авторитетных европейских фитоценологов чех Ф. Крагулец [Krahulec, 1995] отметил высокую экологическую информативность этой системы и возможность ее использования для объяснения механизмов сосуществования видов в сообществах.

1.4. Основные положения главы 1

Жизненная форма – это внешний облик растения, в котором отражается его приспособленность к экологическим условиям. Истоки учения о ЖФ уходят в работы Теофраста. Вклад в развитие системы ЖФ внесли А. Гумбольдт, А. Гризебах, О. Друде, Е. Варминг, Ф. Клементс и, особенно, К. Раункиер и И.Г. Серебряков.

Система ЖФ Раункиера построена на учете одного критерия – положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого). Предложенные им типы ЖФ (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты – геофиты и гидрофиты, терофиты) легли в основу современной системы ЖФ, наиболее развитый вариант которой был создан Д. Мюллером-Домбуа и Г. Элленбергом.

В современной НОР распространена также система ФТР как самый интегрированный вариант ЖФ, созданный для глобального мониторинга состояния экосистем. В системе ФТР особое предпочтение отдается тем признакам морфологии растений, которые тесно скоррелированы с физиологическими возможностями адаптации к окружающей среде. Самая обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е. Боксом.

Система ЖФ И.Г. Серебрякова, которая базируется на эволюционном принципе (деревья – кустарники – полукустарники – многолетние травы – однолетние травы) с дальнейшим подразделением этих отделов на более дробные категории восьми рангов, удобна при изучении состава ЖФ растительности отдельных регионов.

Глава 2

ОТНОШЕНИЕ ВИДОВ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ

При изучении жизненных форм отношение видов к факторам среды оценивается через их внешний облик. В этой главе мы рассмотрим другой подход к анализу этой закономерности – оценку экологии видов вне связи с морфологией через изучение их распространения по разным вариантам условий среды. Кратко напомним основные понятия учения о факторах среды (этот раздел экологии называется *факториальной экологией*).

2.1. Классификация факторов среды. Комплексные градиенты

Экологические факторы делятся на *абиотические*, то есть факторы неорганической, или неживой природы, и *биотические* – порожденные жизнедеятельностью организмов. Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *экотопом*, вся совокупность факторов, включая биотические, – *биотопом*. К абиотическим экологическим факторам относятся:

климатические – свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха);

эдафические, или почвенно-грунтовые, – гранулометрический и химический состав почвы, ее водный и температурный режим;

топографические – условия рельефа.

Климатические и эдафические факторы во многом определяются географическим положением экотопа – его удаленностью от экватора и от океана и высотой над уровнем моря.

Прямые экологические факторы непосредственно влияют на растения. Примеры прямых факторов: увлажнение, температура, богатство почвы элементами минерального питания (ЭМП) и др.

Косвенные экологические факторы действуют на растения опосредствованно – через прямые факторы среды. Примеры косвенных факторов: географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы. С подъемом в горы изменяется климат (количество осадков и температурный режим); экспозиция и крутизна склона влияют на интенсивность прогревания поверхности почвы и режим ее увлажнения. Гранулометрический состав почвы воздействует на растения через режим увлажнения и динамику ЭМП и т.д.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется **комплексным градиентом**. Р. Уиттекер [1980] писал, что

нет экологических факторов, которые бы не объединялись в комплексные градиенты.

Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря или географической широте. В комплексные градиенты могут объединяться и прямодействующие экологические факторы. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах – и их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы.

Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы в почве и активность различных групп микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества.

Изменение температуры почвы также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований.

Комплексные градиенты, которые в большей степени, чем другие, влияют на состав и структуру фитоценозов, называются *ведущими*. В состав ведущих комплексных градиентов всегда входят лимитирующие факторы среды, то есть факторы, которые находятся в максимуме или минимуме и потому сильнее прочих влияют на распределение и развитие растений.

Так, в тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность ЭМП также зависит от тепла: чем теплее субстраты, тем активнее идут в них процессы образования гумуса и его минерализации, а потому меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги лимитирующим фактором в составе ведущего комплексного градиента является обеспеченность почв ЭМП. Почвы, формирующиеся на карбонатных породах, которые богаты кальцием и другими ЭМП, позволяют формироваться очень продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги возрастает роль второго ведущего комплексного градиента, связанного с увлажнением.

В лесостепной и степной зонах ведущий комплексный градиент формируют экологические факторы, связанные с увлажнением почв, так как в этих зонах (черноземы) они богаты ЭМП. На этот комплексный градиент может накладываться влияние выпаса (как отмечалось, это также комплексный градиент), а в южной части степной зоны – засоление почвы.

Биотические факторы являются следствием *взаимоотношений организмов* (более подробно см. разделы 7.2.2 и 7.2.3). Для растений это конкуренция, влияние животных (фитофаги, паразиты, опылители, распространители плодов и семян), грибов (микоризные, паразитические) и микроорганизмов (азотфиксирующие и болезнетворные бактерии, вирусы).

Факторы, связанные с влиянием человека, выделяются в отдельную группу **антропогенных факторов**. В настоящее время роль антропо-

генных факторов резко возросла, а потому изучение последствий их влияния, а также разработка способов регулирования отношений человека и природы относятся к важнейшим проблемам НОР.

2.2. Основные подходы к изучению экологии видов

Как уже отмечалось, отношение разных видов к факторам среды индивидуально. По этой причине наиболее последовательным методом изучения экологии видов является **ординация видов** – упорядочение по положению их оптимумов вдоль осей градиентов комплексных экологических факторов.

Этот вариант оценки экологии видов – самый информативный и естественный прием изучения отношения видов к факторам среды, но неудобен для практического использования. Поэтому чаще результаты ординационного анализа преобразуются (редуцируются) в более простую и удобную систему экологических групп (ЭГ).

Если при выделении форм роста ставится задача очистить морфологические характеристики видов от экологических интерпретаций, то при изучении экологии видов решается обратная задача – дать характеристику их адаптивного потенциала и соответственно их координат в пространствах экологических факторов многомерного континуума растительности вне зависимости от форм роста (ФР) видов. Таким образом, выделение ФР и ЭГ видов можно рассматривать как процесс дезинтеграции жизненных форм (ЖФ), при котором сходные ФР могут оказаться в разных ЭГ, а внутри одной ЭГ окажутся разные ФР.

Идеальной системой видов, которая наиболее полно отражает их экологию и ЖФ, является решетка, в которой по горизонтали даны ЭГ, а по вертикали – ФР (табл. 2). При этом в клетках решетки располагаются виды одной ФР и одной ЭГ. Столь дробную единицу классификации ЖФ, как уже отмечалось, в отечественной НОР называют **экоморфой**.

Таблица 2

Зависимость между системами ФР, ЭГ и экоморфами ($A_1 \dots E_5$)

ЭГ	ФР				
	1	2	3	4	5
A	A_1				
B	B_1	B_2			
C	C_1	C_2	C_3		
D		D_2	D_3	D_4	
E			E_3	E_4	E_5

Представленность одной ФР в разных ЭГ – обычное явление. Так, среди ФР деревьев есть гигрофиты (*Alnus glutinosa*), мезофиты (*Tilia*

cordata) и ксерофиты (*Haloxylon ammodendron*). Дерновинные граминиоиды с плотным кустом представлены в степях (*Stipa*), на лугах (*Deschampsia*) и на болотах (*Carex cespitosa*). Отнесение их к разным экоморфам позволяет выявить нюансы адаптивных анатомо-морфологических комплексов.

2.2.1. Ординация видов

Как уже отмечалось, ординация – это широкий класс современных методов обработки данных о связи растительности и условий среды. Рассмотрим классификацию ординационных подходов.

Классификация методов ординации

Различают следующие варианты.

R- и Q-методы. *R-методом* ординируются виды, *Q-методом* – фитоценозы. Первый метод удобен, получаемый результат более компактен и характеризует особенности экологии отдельных видов. Затем на этой основе можно анализировать и экологию фитоценозов. Вторым методом непосредственно определяются точки координат фитоценозов в пространстве факторов.

Прямая и косвенная ординации. При *прямой* ординации измеряются значения того фактора (комплексного градиента), вдоль которого осуществляется ординация. При *косвенной* ординации виды упорядочиваются вдоль осей состава и структуры растительных сообществ, в которых отражается влияние комплексного градиента.

Получить данные об условиях среды в одних случаях просто (легко измерить высоту над уровнем моря, определить глубину водоема, прозрачность воды, общее содержание солей в почве), в других – почти нереально. Например, чтобы оценить влажность почвы, нужно регулярно в течение нескольких лет послойно определять содержание в ней влаги. Однократный учет влажности в одном из горизонтов не даст представления о динамике этого фактора, а состав растительности отражает именно такую динамику.

Одномерная и многомерная ординации. Описанную процедуру упорядочения видов или описаний фитоценозов вдоль оси фактора среды можно последовательно повторять для нескольких факторов. Например, вначале упорядочить виды по оси градиента увлажнения, после этого – засоления, затем – интенсивности выпаса. Такая последовательная ординация будет называться *одномерной*. Определение координат объектов в пространстве нескольких факторов называется *многомерной* ординацией.

Градиентный анализ

Наиболее распространенным методом прямой одномерной ординации является градиентный анализ. Суть метода достаточно проста: одновременно с геоботаническим описанием площадок учитывается фак-

тор, который выбран в качестве оси ординации. Этот фактор должен входить в состав ведущего комплексного градиента, что обычно не-сложно установить при интуитивном изучении растительности.

Далее достаточно большую выборку (объемом 300–500 описаний) группируют по классам выбранного градиента (обычно достаточно 5–7 групп), и в этих группах учитывается постоянство или покрытие каждого вида. Для статистической оценки достоверности распределения вида по классам градиента используют однофакторный дисперсионный анализ. Экологию вида можно характеризовать не только кривой его распределения, но и статистическими параметрами: параметрическими (средневзвешенное значение фактора и его ошибка, дисперсия) или непараметрическими (мода, квартили, эмпирические границы распределения и т.д.).

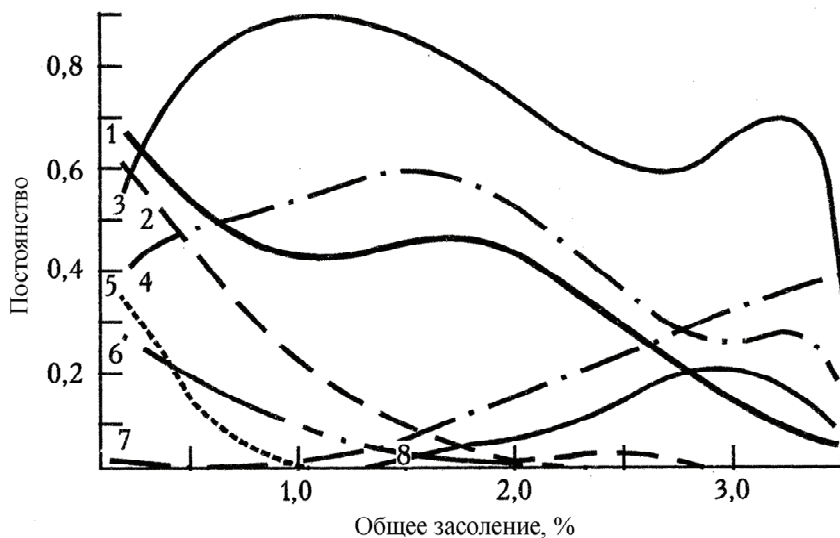


Рис. 2. Экоклин распределения некоторых видов травяной растительности поймы Нижней Волги по градиенту общего засоления почвы (по [Golub, Mirkin, 1986]): 1 – *Phalaroides arundinacea*; 2 – *Bolboschoenus maritimus*; 3 – *Alisma plantago-aquatica*; 4 – *Althaea officinalis*; 5 – *Euphorbia borodinii*; 6 – *Argusia sibirica*; 7 – *Atriplex litoralis*; 8 – *Tripolium vulgare*

На рис. 2 показан пример результата градиентного анализа. Хорошо видно, что на этом градиенте разные виды распределены индивидуально. Из рисунка очевидно и сходство экологии видов: одни виды наиболее постоянны при слабом засолении (*Euphorbia borodinii*, *Argusia sibirica*, *Phalaroides arundinacea*), другие — при среднем засолении (*Althaea officinalis*, *Alisma plantago-aquatica*), третьи — тяготеют к наиболее засоленным почвам (*Atriplex litoralis*, *Tripolium vulgare*). Это сходство служит предпосылкой выделения ЭГ.

Непрямые методы ординации

Непрямые методы основываются на положении о том, что чем меньше фитоценозы похожи друг на друга по видовому составу, тем больше различаются условия среды, под влиянием которых они сформировались.

В некоторых случаях применяют «полупрямые» методы, когда ось фактора среды строят на основе знания максимума и минимума фактора. Например, в сходных почвенных условиях выбирают участки сбитого пастбища и сенокоса, где выпас скота не проводится. Состав всех других фитоценозов сопоставляют с составом этих двух полярных описаний и по степени их сходства определяют пастбищную нагрузку на сообщества. Таким образом, весь массив описаний оказывается упорядоченным вдоль оси комплексного градиента фактора пастбищной нагрузки, которую прямым способом измерить не удастся. Этот метод называется *композиционной ординацией* [Миркин и др., 1989].

Если информация о факторах среды полностью отсутствует, в качестве полярных выбирают описания с наиболее непохожим видовым составом, проводят ту же операцию сравнения с ними других описаний, а потом полученную ось идентифицируют с каким-то фактором среды. Обычно для такой идентификации (т.е. установления того, какой экологический фактор стоит за выявленной осью) достаточно интуиции, так как опытный геоботаник знает экологию видов и ему бывает понятно, благодаря какому фактору различаются полярные описания.

С появлением вычислительной техники многомерные методы не прямой ординации усложнились (описания сравниваются не с полярными эталонами, а друг с другом) и получили широкое распространение.

Достоинство многомерных методов ординации состоит в том, что при их использовании помимо выявления факторов, которые организуют растительность, сравнивается их экологическая роль, то есть вклад в эту организацию. Общая сумма вкладов всех факторов организации равна единице, а вклад конкретного фактора – доля единицы.

Развитие методов не прямой компьютерной ординации связано с именами М. Хилла (M. Hill), К. тер Браака (C. ter Braak) и других экологов-математиков. В итоге сегодня широкое международное хождение имеют пакеты программ для ординации: DECORANA, CANOCO и др. При ординации по этим программам в качестве исходных данных могут использоваться не только полные геоботанические описания (так как в их составе как бы «закодированы» условия среды, которые сформировали этот ансамбль видов), но и некоторая информация об условиях среды, если она имеется (например, о высоте над уровнем моря, географической широте, результатах почвенных анализов, глазомерных оценках пастбищной дигрессии в 3–5-балльной шкале и т.д.).

На рис. 3 приведены результаты не прямой ординации описаний степных фитоценозов (в варианте R-анализа). Для упрощения показано

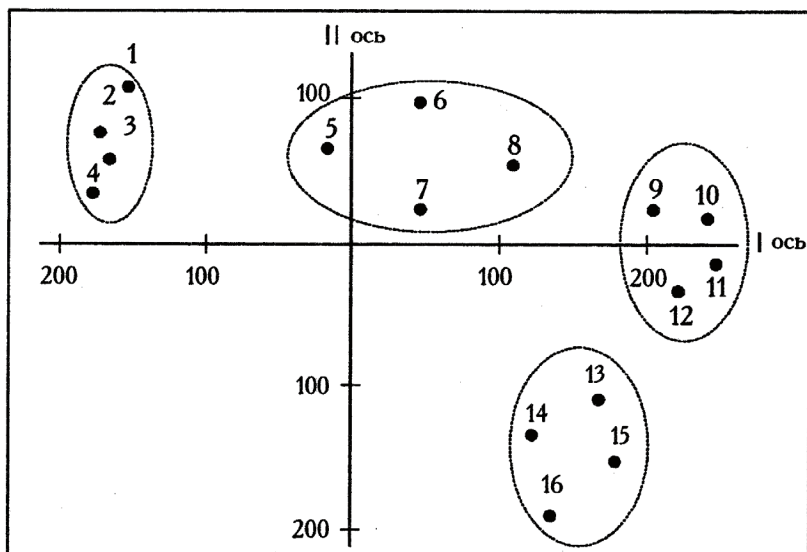


Рис. 3. Пример результатов непрямой ординации описаний растительности степей Башкирского Зауралья с использованием пакета программ CANOCO: 1 – *Filipendula ulmaria*; 2 – *Festuca pratensis*; 3 – *Origanum vulgare*; 4 – *Dactylis glomerata*; 5 – *Artemisia sericea*; 6 – *Galatella angustissima*; 7 – *Galium ruthenicum*; 8 – *Poa stepposa*; 9 – *Plantago urvillei*; 10 – *Festuca pseudovina*; 11 – *Artemisia austriaca*; 12 – *Alyssum turkestanicum*; 13 – *Centaurea sibirica*; 14 – *Gentiana ruthenica*; 15 – *Alyssum tortuosum*; 16 – *Onosma simplicissima*

только 16 видов. Как уже отмечалось, при непрямой ординации оси отражают влияние факторов среды, но через сходство и различие распределения видов по разным местообитаниям и соответственно разным фитоценозам.

На оси I и II приходится соответственно 51% и 26% общего варьирования растительности. Ось I в первую очередь отражает пастбищную дигрессию. Поэтому на ее правом конце сгруппировались виды, устойчивые к выпасу (*Plantago urvillei*, *Festuca pseudovina*, *Artemisia austriaca*, *Alyssum turkestanicum*), а на левом, напротив, – виды-мезофиты, произрастающие на лугах и опушках, которые не используются как пастбища (*Filipendula ulmaria*, *Festuca pratensis*, *Origanum vulgare*, *Dactylis glomerata*).

Ось II в большей степени связана с петрофитностью, поэтому в ее нижней части расположены виды-камнелюбы (*Onosma simplicissima*, *Alyssum tortuosum*, *Centaurea sibirica*), а в верхней – виды сравнительно мощных почв (*Artemisia sericea*, *Galatella angustissima*, *Galium ruthenicum*, *Poa stepposa*).

Следует подчеркнуть, что факторы пастбищной дигрессии и петрофитности не независимы, так как выпас может нарушать дерн и вызывать эрозию. Поэтому на рисунке виды-петрофиты оказались смещенными в сторону усиления пастбищной дигрессии.

Выделение ЭГ по результатам ординации

Результаты ординации дают очень много информации об экологии видов, однако они неудобны для практического использования. Как уже отмечалось, более удобны результаты объединения видов в условно однородные ЭГ. Иными словами, ЭГ объединяют виды со сходным отношением к одному или нескольким факторам среды.

Особенно удобно проводить выделение ЭГ по результатам градиентного анализа. При формализованном варианте такого анализа моделируется интуитивный опыт установления групп видов с разным отношением к экологическим факторам и в первую очередь к увлажнению, когда выделяются группы гидрофитов, гидрогигрофитов, гигрофитов, мезогигрофитов, гигромезофитов, мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, ксерофитов.

При использовании градиентного анализа, если выборка описаний репрезентативна, результат уже не зависит от интуиции исследователя. Задав определенный шаг редукции выявленной последовательности видов, можно получить достаточно объективные ЭГ в двухступенчатой форме: группы устанавливаются по положению моды вида на градиенте, а подгруппы – по экологическому диапазону.

На большие возможности применения градиентного анализа для экологической классификации видов указал В.Б. Голуб [1983], который изучал отношение видов к фактору увлажнения с использованием градиента превышения над уровнем меженей в дельте Волги. Таким образом, Голуб исследовал отношение вида к прямому экологическому фактору (точнее, к комплексному градиенту, организованному фактором увлажнения) через косвенный фактор, который, с одной стороны, отражал длительность затопления пойменными водами, а с другой – близость уровня грунтовых вод и переменность водного режима.

В зависимости от высоты над меженями и условий обводнения высотный диапазон профиля был условно разбит на шесть типов местообитания: менее 0,5 м – гигрофитный; от 0,5 до 0,9 м – гигромезофитный; от 1,0 до 1,4 м – мезогигрофитный; от 1,5 до 1,9 м – мезофитный; от 2,0 до 2,4 м – ксеромезофитный; от 2,5 до 2,9 м – ксерофитный. По данным водомерного поста за последние 20 лет первый тип местообитания находится под водой более трех месяцев в году, второй – затопливается во время половодий на 2–3 месяца, третий – ежегодно на 1,5–2 месяца, четвертый – покрывается водой 5–8 раз в десять лет на срок до одного месяца, пятый – 1–2 раза в десятилетие на 10–20 дней, шестой – не затопливается во время половодий.

В соответствии с типами местообитания все виды были разбиты на группы по отношению к фактору увлажнения. Экологическая группа трактовалась как собрание видов с модой в одном классе градиента, а в зависимости от ширины эмпирического интервала присутствия (ЭИП) виды еще были подразделены на 3 группы: стенотопы, мезотопы и эвритопы. Первые имеют ЭИП менее 0,75; вторые – 0,75–1,75; третьи – более 1,75.

В табл. 3 приведена (в сокращении) классификация видов по отношению к фактору увлажнения.

Таблица 3

Экологическая классификация видов, построенная по результатам градиентного анализа (по В.Б. Голубу [1983])

ЭГ	Группа по широте экологической амплитуды		
	Стенотопы	Мезотопы	Эвритопы
Гигрофиты	<i>Sparganium erectum</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Rorippa amphibia</i> , <i>Stachys palustris</i>
Гигромезофиты	<i>Butomus umbellatus</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>Polygonum hydro-piper</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> , <i>Phragmites australis</i>	<i>Bidens tripartita</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Oenanthe aquatica</i>
Мезогигрофиты	<i>Salicornia europaea</i>	<i>Crypsis aculeata</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Lythrum virgatum</i>	<i>Althaea officinalis</i> , <i>Bolboschoenus maritimus</i> , <i>Crypsis schoenoides</i>
Мезофиты	—	<i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Lepidium latifolium</i> , <i>Plantago major</i>	<i>Elytrigia repens</i> ,
Ксеромезофиты	—	<i>Atriplex tatarica</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Juncus gerardii</i>	<i>Solanum nigrum</i> , <i>Suaeda confusa</i> , <i>Xanthium strumarium</i>
Ксерофиты	<i>Petrosimonia crassifolia</i>	<i>Dodartia orientalis</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>	—

2.2.2. Выделение ЭГ с использованием экологических шкал

Экологические шкалы – это таблицы характеристики экологии видов, на основе которых проводится оценка условий среды (т.е. решается задача, называемая *геоботанической индикацией*). Из всех имеющих хождение экологических шкал [Ellenberg, 1978; Landolt, 1979; и др.], видимо, лучшими остаются шкалы, составленные под руководством Л.Г. Раменского [Раменский и др., 1956], хотя они небезупречны и грешат ложной точностью. В этом случае методика характеристики экологии видов в целом напоминала композиционную ординацию: подбирались экологически контрастные описания, представляющие заведомо различные градации по одному фактору, и между ними помещались промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава по осям ординации (увлажнение, богатство почвы, пастбищная дигрессия, аллювиальность, переменность увлажнения) не становилась континуальной. Далее на этом композиционном

градиенте устанавливались диапазоны распределения видов при разном обилии.

Число градаций по осям ординации, которые использовал Л.Г. Раменский, было достаточно велико: 120 ступеней для увлажнения, 30 – для богатства и засоления почвы, 20 – для переменности водного режима, по 10 – для аллювиальности и пастбищной дигрессии. И хотя Раменский не выделял ЭГ, охарактеризованные им виды можно разбить на группы по приуроченности диапазона распределения при максимальном обилии к разным частям градиента. Так, по оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделять ЭГ видов:

Градации	Экологические группы видов
1–17.....	пустынное увлажнение (гиперксерофиты)
18–30.....	полупустынное (пустынно-степное, гиперксерофиты)
31–39.....	сухостепное (ксерофиты)
40–46.....	среднестепное (мезоксерофиты)
47–52.....	лугово-степное (влажностепное, ксеромезофиты)
53–63.....	сухолуговое (и свежелуговое, мезофиты)
64–76.....	влажнолуговое (гигромезофиты)
77–88.....	сыролуговое (гигромезофиты)
89–93.....	болотно-луговое (мезогигрофиты)
94–103.....	луговое (мезогигрофиты)
104–109.....	местообитания прибрежно-водной растительности (гигрогидрофиты)
110–120.....	местообитания водной растительности (гидрофиты)

Можно также выделить некоторое количество эвритопных ЭГ. Так, *Festuca valesiaca* при высоком обилии имеет диапазон распределения от 21 до 53 ступени и соответственно должна рассматриваться как гиперксерофит-мезоксерофит (пустынно-степной, лугово-степной вид, Е.М. Лавренко называл этот вид эвриксерофитом).

В табл. 4 приведен пример установления ЭГ на основе шкал Л.Г. Раменского. Для некоторых видов (*Bromopsis inermis*, *Carex praecox*, *Trifolium pratense*) в «Экологических шкалах...» [Раменский и др., 1956] указано по 2–3 распределения видов в разных зонах.

2.2.3. Выделение ЭГ физиологическими методами

На первый взгляд может показаться, что высокий современный уровень развития методов физиологии растений позволяет оценить отношение видов к водному режиму, освещенности, солевому питанию по физиологическим и анатомическим параметрам. Было много надежд на то, что «новые» методы вытеснят «старые» описательно-геоботанические методы и станут основой для объективной оценки экологии отдельных видов и их объединения в группы по сходству отношения к условиям среды.

Например, такие параметры, как тип фотосинтеза (C_3 , C_4 , CAM), амплитуда осмотического давления клеточного сока, суточные циклы

Таблица 4

Пример сравнительной экологической характеристики некоторых видов растений по фактору увлажнения

Вид	Массово (>8%)	Обильно (2,5–8%)	Умеренно (0,3–2,5%)	Мало (0,1–0,2%)	Единично	ЭГ
	m	c	n	p	s	
<i>Carex gracilis</i>	95–103	89–105	82–106	80–	68–	Гигрофит
<i>Phalaroides arundinacea</i>	89–94	84–98	74–99	66–100	64–102	Мезо- гигрофит
<i>Carex vulpina</i>	90–99	84–102	82–104	75–105	69–	Мезо- гигрофит
<i>Agrostis alba</i>	56–71	55–82	53–88	51–90	49–96	Гигро- мезофит
<i>Carex praecox</i>	53–65 ¹	49–73	47–83	46–86	–87	Гигро- мезофит
	65–80 ²	51–83	47–87	36–89	–98	
	59–86 ³	47–89	42–93	34–98	24–109	
<i>Bromopsis inermis</i>	62–66 ¹	49–74 ¹	(47–77) ¹	–80 ¹	–86 ¹	Мезофит
	51–60 ²	48–65 ²	47–71 ²	43–78 ²	–82 ²	
	62–80 ³	55–86 ³	42–87 ³	29–89 ³	22–98 ³	
<i>Festuca pratensis</i>	59–77	51–83	48–88	47–94	–96	Мезофит
<i>Trifolium pratense</i>	58–72	57–77 ¹ 55–68 ²	54–83 ¹ –76 ²	53–87 ¹ 47–89 ²	–90	Мезофит
<i>Trifolium montanum</i>	53–58	47–66	43–70	36–	33–77	Ксеро- мезофит
<i>Festuca valesiaca</i>	21–53	17–59	12–62	11–64	10–66	Ксерофит- эвритоф

Примечание. Надстрочные индексы указывают диапазоны распределения видов в лесной (1), лесостепной (2) и степной (3) зонах. Для некоторых видов при низком проективном покрытии Раменский смог определить только верхнюю или нижнюю границу распределения.

изменения транспирации, оводненность тканей или анатомические признаки, показывающие адаптированность к засухе (редукция площади листа, развитие эпидермы, опушения, суккулентность и другие функциональные адаптационные признаки, помогающие растению сохранить дефицитную влагу), казалось бы, представляют наиболее объективно и эффективно оценивать отношение видов к водному режиму. Однако при выделении ЭГ видов на основе физиологических параметров ситуация оказывается значительно более сложной, поскольку приспособление к каждому экологическому фактору у разных видов происходит по-своему и адаптивные признаки могут образовывать очень большое число сочетаний.

Кроме того, физиологические оценки видов достаточно трудоемки и требуют специальных условий. В итоге оптимальным способом оценки экологии видов остается учет их распределения по экотопам и сообществам и только после этого – физиологическое изучение некоторого числа модельных видов, отражающих разные варианты адаптации к

экологическим факторам. Более того, если у группы видов какой-то вариант физиологической адаптации превалирует, то его значения оказываются в тесной связи с местом видов на ведущем комплексном градиенте среды, который установлен в результате ординационного анализа. К.Е. Кононов и Л.Г. Наумова [1982] установили, что основные показатели водного режима растений в пойме среднего течения Лены на градиенте от гигрофитов до мезоксерофитов (от вершин грив к логам) достоверно положительно связаны с распределениями видов над меженью реки, что отражало обеспеченность почвы влагой. И при этом на определение места вида в ординационной последовательности требовалось на порядок меньше времени и средств, чем при изучении физиологических параметров водного режима.

Возникающая ситуация аналогична коллизии в таксономии, где при наличии мощных современных методов кариологического, серологического, биохимического и других анализов установление таксономических видов проводится все-таки на основе морфологических оценок, доступных глазу, а уже после этого некоторые из выделенных видов исследуются более сложными методами как объекты эйдологии – науки о видах [Грант, 1984].

Таким образом, основным методом оценки экологии видов, видимо, навсегда останется изучение их распределения в пространстве экологических факторов. В следующем разделе будет показана возможность установления экологических групп видов по их ареалам в синтаксономическом пространстве.

2.2.4. Использование результатов классификации растительности

В этом варианте выделения экологических групп используется «верность видов» определенным типам сообществ. Этот подход широко распространен в ФРГ, и устанавливаемые группы видов называются социологическими [Dierschke, 1994]. В отечественной литературе такие группы называются эколого-ценотическими (ЭЦГ) и понимаются как совокупности видов с общим ареалом в синтаксономическом пространстве [Булохов, Соломещ, 2003].

Выделение ЭЦГ также имеет редукционистскую природу, так как виды индивидуальны и каждый из них распределен по-своему. Поэтому при установлении ЭЦГ нецелесообразно учитывать обилие видов, а присутствие видов с постоянством ниже 20% приравнивается к их отсутствию. ЭЦГ, как и ЭГ, установленные по результатам прямого градиентного анализа, региональны. Это подчеркнул Г. Вальтер [1982] при сопоставлении ЭЦГ видов лесов Центральной Европы и аналогичных групп в Восточной Европе, которые были выделены Д.Н. Сабуровым [1984]. По градиенту с запада на восток, за счет усиления континентальности климата, переменности водного режима почв и их обогащения питательными элементами, в одной ЭЦГ оказываются виды, которые в Центральной Европе относятся к разным ЭЦГ.

Как ЭЦГ могут рассматриваться диагностические комбинации синтаксонов флористической классификации (см. главу 10). Однако это возможно только в том случае, когда в основе установления синтаксонов лежат характерные виды, то есть виды, центрированные в синтаксоне, который они диагностируют. Как показала практика классификации, при расширении ареалов синтаксонов число видов, которые могут быть оценены как характерные, резко убывает, особенно на уровне единиц ранга союз и ниже. Основу выделения большинства синтаксонов составляют виды, которые в классическом понимании системы Браун-Бланке являются дифференцирующими. Как и виды-детерминанты Л.Г. Раменского, они диагностируют синтаксоны пограничной частью своего ареала. По этой причине ЭЦГ, как правило, имеют ценоареалы, охватывающие несколько синтаксонов высшего ранга.

При выделении ЭЦГ проявляется закономерность общего порядка: чем больше трансформирована растительность влиянием человека, тем выше роль эвритопных ЭЦГ, охватывающих широкий спектр синтаксонов, так как их виды адаптированы не только и не столько к определенному набору почвенно-климатических условий, сколько к режиму нарушения растительности человеком.

Таблица 5

Эколого-ценотические группы лесной растительности

Эколого-ценотические группы	Синтаксоны												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Cladonia</i> (11)	▲												
<i>Pulsatilla patens</i> (16)	●	▲											
<i>Molinia caerulea</i> (4)			▲	●									
<i>Dicranum</i> (8)	●		▲	▲	●								
<i>Oxalis acetosella</i> (7)			●	▲	▲	▲	●						
<i>Pteridium</i> (9)			▲	▲	▲	▲							
<i>Galeobdolon luteum</i> (6)					●	●	▲						
<i>Trifolium alpestre</i> (16)		●			●	▲							
<i>Pulmonaria obscura</i> (11)					●	▲	▲	▲					
<i>Corydalis cava</i> (7)							▲	▲	●				
<i>Ficaria verna</i> (10)								●	▲		●		
<i>Carex elongata</i> (10)										▲			
<i>Iris pseudocarus</i> (4)											▲		
<i>Calystegia sepium</i> (9)												▲	
<i>Ledum palustre</i> (9)													▲

Синтаксоны: 1, 3 – *Dicrano-Pinion*; 2 – *Cytiso-Pinion*; 4 – *Eu-Piceenion*; 5 – *Melico-Piceenion*; 6 – *Vaccinio myrtilli-Quercion roboris*; 7 – *Tilio-Quercion*; 8 – *Aceri campestris-Quercion roboris*; 9 – *Alnion incanae*; 10 – *Alnion glutinosae*; 11 – *Salicion cinerae*; 12 – *Salicion triandrae*; 13 – *Ledo-Pinion* (в скобках указано число видов в группе); ▲ – центр экоценоареала группы; ● – невысокая преставленность видов группы в синтаксоне.

В табл. 5 показаны ценоареалы пятнадцати ЭЦГ лесной растительности Южного Нечерноземья [Булохов, Соломеш, 2003]. Из таблицы очевидно, что есть группы с узким диапазоном распределения, встречающиеся только в одном синтаксоне (группы *Cladonia*, *Carex elongata*, *Iris pseudocarus*, *Calystegia sepium*, *Ledum palustre*), и с широким диапазоном, например, группа *Oxalis acetosella*, которая встречается в зеленомошных лесах союза **Dicrano-Pinion**, зеленомошных ельниках **Eu-Piceenion**, в травяных ельниках **Melico-Piceenion**, в дубняках с участием в напочвенном покрове бореальных видов *Vaccinio myrtilli-Quercion roboris* и в типичных широколиственных лесах *Tilio-Quercion*.

2.3. Основные положения главы 2

Условия среды – главный фактор организации растительности, и потому изучение экологии видов является ключом к пониманию закономерностей состава и структуры растительности, фитохорий ранга выше, чем фитоценоз, а также признаков популяций растений.

Факторы среды разделяются на абиотические и биотические, прямые и косвенные и интегрируются в комплексные градиенты. Среди последних выделяются ведущие, которые в большей мере, чем другие, определяют состав растительности. В современном мире большую роль играют антропогенные факторы среды.

Наиболее информативными методами изучения экологии видов являются ординационные, которые разделяются на прямые и непрямые, одномерные и многомерные. При прямой ординации виды упорядочиваются вдоль градиентов факторов, значения которых можно измерить. Методы непрямой ординации основываются на положении о том, что главным фактором, организующим растительные сообщества, являются условия среды, и чем более несходны сообщества, тем более несходны условия организующей их среды. Методы непрямой ординации универсальны, тем не менее, в тех случаях, где возможно измерение напряженности градиентов ведущих факторов, прямые методы предпочтительнее.

Результаты ординации неудобны для практического использования, и потому выявленные закономерности распределения видов в пространстве градиентов факторов среды редуцируют до системы ЭГ. К одной ЭГ относятся виды с модой, лежащей в одном классе градиента. Масштаб разбиения градиента на классы задается, исходя из прагматических посылок. ЭГ могут быть разбиты на подгруппы по ширине экологического диапазона. Кроме того, ЭГ можно выделять на основе экологических диапазонов видов, которые приводятся в справочниках для определения условий среды по видовому составу растительных сообществ (т.е. по экологическим шкалам).

Физиологические методы установления ЭГ неудобны, поскольку различные виды приспособляются к одним и тем же экологическим условиям за счет разных адаптаций.

Глава 3

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

Ареал вида – это территория, в пределах которой он распространен. Изучение ареалов видов позволяет получить дополнительную информацию об их экологии. Совершенно очевидно, что виды арктоальпийского или центральноазиатско-африканского ареала будут иметь совершенно разную экологию. Тем не менее оценить экологию вида только через анализ географических закономерностей распределения удастся далеко не всегда: в любом географическом районе могут быть представлены экотопы разного характера (по высоте над уровнем моря и экспозиции, увлажнению и гранулометрическому составу почвы и т.д.), а потому виды со сходным ареалом могут существенно различаться по экологии и, наоборот, виды разного ареала – иметь похожую экологию (например, водные макрофиты, распространенные на разных материках).

3.1. Современные представления об ареалах

Ареалы видов индивидуальны, и нет двух видов, которые имели бы полностью совпадающие ареалы и тем более с одинаковой структурой. В какой-то части ареала вид может выступать в качестве доминанта, в какой-то – постоянного второстепенного, а в какой-то – редкого, встречающегося sporadически. У некоторых видов, напротив, ареалы более или менее однородны, и в пределах ареала вид встречается либо более или менее часто, либо sporadически. Всеобщим правилом является низкая устойчивость видов к воздействию человека у границ ареалов. В этих условиях виды становятся угрожаемыми и включаются в региональные «Красные книги».

Ареалы различаются размерами: от *космополитных* («всюдных») до *эндемичных* (т.е. охватывающих ограниченную территорию, часто имеющую площадь в несколько квадратных километров). Кроме того, ареалы бывают сплошными или разорванными (*дизъюнктивными*). Наконец, размер ареалов видов в естественных сообществах зависит от ценотических отношений и типа стратегии вида. При отсутствии конкуренции (скажем, в ботанических садах) ареалы видов оказываются несравненно шире, чем в природе. Таким образом, по аналогии с рассматриваемыми далее реализованной и фундаментальной экологическими нишами (раздел 4.1.2) можно говорить об *аутэкологическом* и *синэкологическом* ареалах видов.

Попытки создавать универсальные системы ареалов всегда заканчивались неудачей, так как эти системы, подобно «всеобъемлющим» системам жизненных форм, были сложны и неудобны для практического использования. Автор одной из лучших книг об ареалах растений А.И. Толмачев по этому поводу писал: «Опыт создания некоторых основ формальной “системы ареалов” и ее “наглядного” отображения при помощи формул свидетельствует, по-видимому, о практической невозможности систематизации данных об ареалах, не подчиненной конкретным ботанико-географическим задачам. Видимо, для сопоставления основных черт распространения растений в общеземном плане нужны одни основы классификации, для рассмотрения ареалов в деталях, в региональном плане – другие. При этом вопрос о том, что именно должно оттеняться в каждом региональном сопоставлении ареалов, зависит от особенностей решаемых соответствующим исследованием вопросов, что исключает возможность какой-либо стандартизации приемов классификации. Общеземная «система ареалов», детализированная до той степени, которая удовлетворила бы исследователя-регионалиста, по-видимому, не может быть разработана, вероятно, она и не нужна практически» [Толмачев, 1974, с. 108].

3.2. Критерии оценки географии видов

Для характеристики видов в современной ботанической географии используется несколько систем оценок ареалов.

В *системе широтных поясов* различают виды арктические, бореальные, неморальные, степные, пустынные и плюризональные (т.е. распространенные в нескольких широтах).

В *системе долготных поясов* виды разделяются на западноевропейские, центральноевропейские, восточноевропейские, дальневосточные, североамериканские, плюрирегиональные (космополитные) и т.д.

Эти системы Б.А. Юрцев [1968] удачно назвал *биогеографическими координатами*.

В *системе высотных поясов* сгруппированы равнинные, субмонтанные, монтанные (т.е. горные, с подразделением их на субальпийские, альпийские и нивальные) виды.

Система географических элементов объединяет типы ареалов, которые имеют сходные координаты в системе биогеографических координат.

Г. Вальтер [1982] для анализа европейской флоры выделил всего восемь типов ареалов: арктический, бореальный, средневропейский, атлантический, средиземноморский, понтический (объединяющий виды восточноевропейских степей), южносибирский и турано-центральный. Эта система вполне приемлема для стран Центральной Европы для общей ориентации во флоре, но оказывается чрезмерно обобщенной для восточноевропейской флоры, не говоря уже о флоре Сибири.

Для разных районов шкалы дробности систем широтных, долготных и высотных поясов различны. Так, при анализе флоры Мещеры [Определитель..., 1987] количество широтных групп было ограничено всего четырьмя (бореальная, неморальная, лесостепная, плюризональная), но количество долготных групп и подгрупп было увеличено до 14: плюрирегиональная, голарктическая, евразийская, евросибирская (восточноевропейско-сибирская, европейско-западносибирская, восточноевропейско-западносибирская), евросибирско-древнесредиземноморская, европейская (паневропейская, среднеевропейская, восточноевропейская), европейско-древнесредиземноморская, европейско-североамериканская.

Наиболее полная информация о географии видов содержится в трехтомнике Г. Мейзеля с соавторами [Meusel et al., 1965, 1978; Meusel, Jäger, 1992], в котором каждый вид центральновропейской растительности снабжен системой специальных буквенных шифров, указывающих его отношение к долготе, широте и градиенту высоты над уровнем моря.

3.3. Адвентивные виды

В анализе признаков флоры большое внимание уделяется заносным (адвентивным) видам, появление которых – одна из составляющих антропогенной эволюции растительности (см. раздел 9.6).

По современным классификациям адвентивных видов [Kornas, 1978; Туганаев, Пузырев, 1988; Флора..., 1996] эти виды различаются по трем критериям – времени заноса и способу заноса, а также степени натурализации, то есть уровню адаптированности к новым географическим условиям.

По времени заноса выделяют:

археофиты – виды, появившиеся до XVI века (например, *Atriplex patula*, *Chenopodium hybridum*, *Fallopia convolvulus*, *Urtica urens*, *Cannabis ruderalis*);

кенофиты (неофиты) – виды, появившиеся в более позднее время; к их числу относятся такие агрессивные виды, как *Ambrosia artemisiifolia*, *Echinocystis echinata*.

По способу заноса различают:

ксенофиты – виды, занесенные случайно; к этой группе относится преобладающая часть адвентивных видов;

эргазеофиты – виды, занесенные преднамеренно (весьма многочисленная группа видов, наиболее известный пример – клен американский *Acer negundo*, давно расселяющийся без помощи человека);

ксеноэргазеофиты – переходная группа с неясным сценарием появления в новом районе.

По степени натурализации различают:

эфмерофиты – виды, флуктуирующие в локальных местообитаниях (например, *Oenothera depressa*, *Padus virginiana* в Удмуртии [Туганаев, Пузырев, 1988]);

колонофиты – виды, прочно закрепившиеся в новых местообитаниях, но не распространяющиеся из них;

эпекофиты – виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям (входят в состав рудеральных сообществ, например, виды рода *Ambrosia*);

агриофиты – виды, внедряющиеся в естественные сообщества (например, *Hypericum perforatum* в США, виды рода *Opuntia* в Австралии и др.).

3.4. Основные положения главы 3

Изучение ареалов видов позволяет получить дополнительную информацию об их экологии, хотя экологические закономерности распределения их на материках могут быть затуманены наличием экстрazonальных «космополитных» местообитаний, подобных ветландам.

Ареалы видов индивидуальны по размерам, форме и структуре, поэтому создание универсальных глобальных систем их типов нецелесообразно. Детальность классификации ареалов зависит от задач исследования и географического положения региона.

Для географической характеристики видов используются системы макрогеографических координат (широтных поясов и долготных секторов), а также система высотных поясов. Масштаб разделения географических градиентов на классы зависит от задач исследования.

При анализе флор большое значение имеет выявление адвентивных (заносных) видов, появление которых, как правило, связано с деятельностью человека. Адвентивные виды различаются по времени заноса, способу заноса и натурализации, по степени натурализации.

Глава 4

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ

Эколого-фитоценотические стратегии (ЭФС) видов (тип поведения) – наиболее обобщенная и информативная характеристика вида, которая позволяет объяснять его реакцию на стресс, вызываемый абиотическими и биотическими факторами, нарушениями и, как итог, его место в растительных сообществах.

4.1. Теоретические предпосылки концепции

При рассмотрении стратегий нам придется рассматривать отношения растений не только к уже отмеченным абиотическим экологическим факторам, но и к биотическим факторам, в первую очередь – конкуренцию за потребление ресурсов [Онипченко, 2013]. Поэтому сначала охарактеризуем конкуренцию между видами растений, а также основной способ ухода от нее – распределение видов растений по разным экологическим нишам. К вопросу о дифференциации экологических ниш как одному из факторов организации растительного сообщества мы вернемся в разделе 7.4. Здесь же под экологическими нишами будем понимать комплекс потенциальных свойств видов – их способности использовать ресурсы факторов среды и противостоять влиянию конкуренции с другими видами.

4.1.1. Конкуренция между видами растений

Конкуренция – это соревнование особей при потреблении ресурсов (элементов минерального питания (ЭМП), воды, света). Кроме того, возможна конкуренция за некоторые биотические факторы: насекомых-опылителей и распространителей плодов [Онипченко, 2013].

Дж.Ф. Грайм [Grime, 1979] рассматривает конкурентную мощность вида как способность захватывать ресурс и ограничивать его потребление конкурентами в любой период жизни сообщества, а Д. Тилман [Tilman, 1982] и Ю.Э. Романовский [1992] – в первую очередь в критические периоды их дефицита (например, конкуренция за воду в период засухи). Эти взгляды дополняют друг друга: по Тилману, конкуренция наиболее полно проявляется в экстремальные периоды жизни сообщества в варьирующихся условиях среды, а по Грайму – в более стабильных экотопах (например, тропических лесов, плавней с доминированием *Phragmites australis* в дельтах южных рек, лугов в прирусловой пойме в северной части лесной зоны с доминированием *Phalaroides arundinacea* и т.д.).

По этой же причине возможны самые разные соотношения между обеспеченностью ресурсами и остротой конкуренции. Как правило, при

богатых ресурсах виды активно дифференцируются по конкурентной мощности, и напряженность «дележа» возрастает [Vilá, Terradas, 1995]. При обеднении местообитания ресурсами конкуренция, напротив, ослабевает.

Конкуренция может быть *симметричной* (конкуренты взаимоограничивают потребление ресурсов примерно одинаково) или *асимметричной* (разное взаимное ограничение потребления ресурсов, т.е. один вид оказывает на другой большее влияние). Асимметричная конкуренция усиливается во времени и ведет к конкурентному исключению особей.

Несмотря на очевидность конкуренции между особями одного вида в популяции, ее уровень, как правило, видимо, все-таки ниже, чем при межвидовых отношениях. Исключением могут быть лишь особые комбинации видов (злаки и бобовые; рассматриваемые в разделе 7.2.2 растения-«няни» и их «подопечные»). Многочисленные эксперименты с посевами травосмесей и чистыми посевами видов многолетних трав показывают, что в чистых посевах в большинстве случаев растения развиты лучше, чем в смешанных. Этот феномен был гипертрофирован Т.Д. Лысенко и доведен до абсурда утверждением, что между особями внутри вида складываются отношения взаимопомощи, а антагонизм присущ только межвидовым отношениям.

В многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» не образуется и конкуренция носит диффузный характер: много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды (такая ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга).

Тилман сформулировал представление о *главном комплексном градиенте конкуренции*, объединяющем обеспечение растений светом и почвенным питанием. На полюсах градиента растения конкурируют за один ресурс: в условиях богатых почв – за свет, а при высокой обеспеченности светом – за почвенные факторы (ЭМП, вода). В центральной части градиента растения конкурируют и за то, и за другое. С этой концепцией можно согласиться, если добавить к градиенту обеднения почвенных условий дополнительную, «нулевую» ступень, где конкуренции вообще нет (рис. 4).

Конкуренцию видов легче всего изучать, экспериментируя в «микроскомах» (вегетационных сосудах, водных культурах, чашках Петри) или на делянках полевых экспериментов, где в разном соотношении в смесях или в чистом виде высеваются (высаживаются) разные виды. Эти эксперименты позволяют ранжировать виды по их конкурентной способности (агрессивности), однако их ценность относительна. С одной стороны, оценка поведения вида в «микроскоме» может не подтвердиться при наблюдениях за его поведением в естественных условиях, где и набор факторов среды, и комплекс биотических влияний посредников оказывается более сложным [Timoney et al., 1993]. С другой стороны, любой построенный «ряд агрессивности» будет отражать конкурентную мощность видов лишь в конкретных условиях среды [Keddy, Shiplay, 1989; Herben, Krahulec, 1991; Работнов, 1998], а при их изменении произойдет неизбежная инверсия последовательности.



Рис. 4. Основной комплексный градиент конкуренции (по [Tilman, 1988])

Одним из первых о роли условий среды в определении конкурентной мощности (виолентности) вида в начале XX века писал крупный русский лесовод Г.Ф. Морозов. Он подчеркивал, что сложная «социологическая» жизнь леса протекает на фоне влияния географического фактора (климата и почвы), по этой причине абсолютных конкурентно мощных видов быть не может. «Что растет быстрее: дуб или бук? Ответ на этот вопрос может быть дан только в приложении к определенным почвенным или климатическим условиям; там, где они сочетаются наилучшим образом для дуба, последний будет иметь превосходство перед бук; так же, где, наоборот, условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом» [Морозов, 2004, с. 41–42].

4.1.2. Экологическая ниша

Понятие экологической ниши – краеугольный камень в фундаменте теории современной экологии. И как ни парадоксально, его сложность является причиной отсутствия точного определения. Э. Пианка [1981] пишет о том, что если бы можно было дать точное определение ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах. О сложности и запутанности проблемы ниши говорит и П. Джиллер [1988]. Р. Макинтош [McIntosh, 1974], подводя двадцатипятилетние итоги развития экологии в США (1947–1972), посвятил концепции экологической ниши специальный раздел и включил в него стишок, который придумали студенты Корнельского университета. Вот он (в переводе авторов):

Когда я слушаю лекции о нише,
Мне все ясно.
Когда я ищу ее в поле –
Получается ляпсус.

Стишок достаточно точно передает двойственный характер концепции – общетеоретическую значимость для понимания экологии и в то же время ее абстрактный характер, который не дает возможности экологу конкретно определить параметры ниши в природе.

Ю. Одум [1986] сравнил экологическую нишу с «профессией вида в экосистеме». Если рассматривать экосистему как совокупность организмов и условий среды, в результате деятельности которых производится органическое вещество, то «профессия» каждого вида будет определяться тем, из какого материала, в какое время, на какой территории и какое органическое вещество он производит.

Особенности экологических ниш растений

Понятие ниши пришло в НОР из зоологии, где оно было развито Дж. Гринелом и Ч. Элтоном [Elton, 1927] (цит. по [Гиляров, 1990]), Г. Хатчинсоном [Hutchinson, 1978], П. Джиллером [1988], А.М. Гиляровым [1978, 1990] и др. Ниша – это отношение организма к большому числу факторов, что дало основание Г. Хатчинсону говорить о ней как о многомерном явлении.

Понимание ниши применительно к животным достаточно простое, так как различия положения разных видов в экосистеме очевидны: разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории. У растений – один тип пищи: водный раствор ЭМП, углекислый газ и солнечный свет. Поэтому до начала 1960-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось, хотя, как отмечалось, принцип экологической индивидуальности видов был известен с начала двадцатого столетия. Однако постепенно оно стало обычным для НОР, так как одинаковые ресурсы разные виды растений используют по-разному. Д. Тилман даже пишет о том, что у каждого растения «свой тип фуражирования».

Рассмотрим те свойства растений и экологические факторы, которые позволяют растениям проявлять различия своих «профессий» в сообществе и экосистеме.

Разный тип распределения корневых систем. В пустыне Гоби мы наблюдали сообщества из *Phragmites australis* и *Haloxylon ammodendron*. Первый вид – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8–10 м, второй – типичное пустынное дерево с приповерхностным укоренением в сухих горизонтах почвы. В.Г. Онипченко [2013] в высокогорьях Кавказа описал сообщества пустошей, где лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют атмосферные осадки как источник воды и ЭМП, а в более глубоком горизонте расположена густая сплошная «сетка» из корней злаков.

Разное время вегетации. В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и цветение в разное время снижает конкуренцию.

Разная требовательность к свету. В лесу одни виды приурочены к затененным местам (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*), а другие – к светлым прогалинам (*Dactylis glomerata*). Виды подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

Разная требовательность к ЭМП. Например, бобовые могут практически не получать азота из почвы, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии, снабжающие их азотом.

Растения различаются также по *взаимоотношениям с микоризообразующими грибами, насекомыми-опылителями, фитофагами и по отношению к другим факторам*, которые определяют состав фитоценоза. Это подчеркивает в своем определении ниши Б. Небел, для которого экологическая ниша – «совокупность связей организма с биотическими и абиотическими факторами среды обитания» [Небел, 1993, с. 256].

Все это дает нам основание для следующего определения: **экологическая ниша вида** – это его место в сообществе, то есть совокупность занимаемого им пространства, потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии».

Фундаментальная и реализованная ниши

Важный элемент теории современной НОР – различение фундаментальных и реализованных ниш.

Фундаментальной считается ниша, которую может занять популяция взрослых растений при отсутствии конкуренции, а **реализованной** – та часть фундаментальной ниши, которую занимает популяция при наличии конкуренции с прочими видами.

Фундаментальные ниши очень широкие: в ботанических садах при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения из разных районов земного шара. Но они нуждаются в защите от более конкурентоспособных в данных условиях видов местной флоры.

Т.А. Работнов [1998] назвал опыты по удобрению естественных луговых фитоценозов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти фитоценозы, классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш. Число таких экспериментов достаточно велико. Он указал как наиболее важные опыты Ротамстедской станции (Англия), Ф. Штеблера и К. Шретера (Швейцария, [Stebler, Schreter, 1889], цит. по [Работнов, 1998]), Х. Элленберга (ФРГ, [Ellenberg, 1954]).

При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов полевица тонкая (*Agrostis tenuis*) и душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*) и разрастаются *Dactylis glomerata* и *Elytrigia repens*, бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое. Однако и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на внесенные удоб-

рения – их урожайность увеличивается в 2–4 раза. Аналогичные данные были получены и при анализе результатов действия минеральных удобрений исследователями из России [Зайкова, 1980; Реакция..., 1987].

Причины этого феномена заключаются в том, что при отсутствии конкуренции виды, характерные для бедных лесных почв, хорошо растут в условиях высокой обеспеченности ЭМП, а при наличии конкуренции они вытесняются злаками богатых почв. Иными словами, их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные, на которых они благодаря биологическим и экологическим особенностям оказываются сильными конкурентами.

Аналогично, степные злаки – ковылы (*Stipa*) и типчаки (*Festuca valesiaca* и др.) – в чистом посеве при поливе дают больший урожай, чем на сухом степном черноземе (опыты А.В. Прозоровского, 1940; см. [Работнов, 1998]). Их реализованная ниша охватывает условия засушливой степной зоны, где выжить им помогают мощная корневая система, узкие листья, опушение и другие приспособления для экономного расходования воды. При отсутствии конкуренции степные злаки хорошо растут при обильном увлажнении; в природе в таких условиях они не встречаются, так как не выдерживают конкуренции с приспособленными к этому режиму увлажнения луговыми видами.

Интересный пример, иллюстрирующий различия фундаментальных и реализованных ниш в высокогорной растительности Кавказа, приводит В.Г. Онипченко [2013]. Растения, обитающие в экстремальных условиях лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами), при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции резко увеличивали свои размеры, так как их фундаментальная ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавливаются» конкурентами. Именно различиями фундаментальных и реализованных ниш объясняется наличие в природе включенных ниш и полимодальных распределений видов вдоль градиентов экологических факторов.

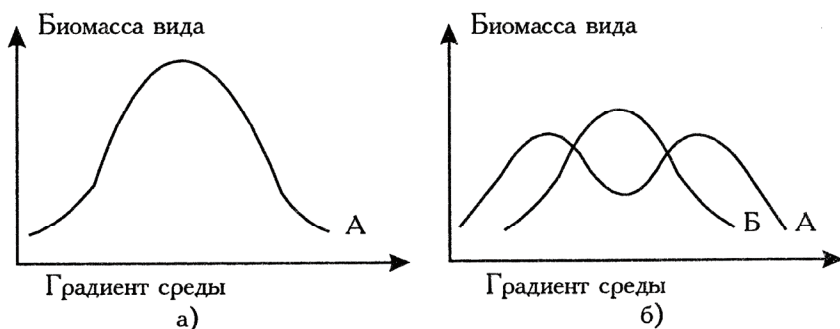


Рис. 5. Формирование бимодального распределения вида на градиенте среды при появлении сильного конкурента

В большинстве случаев распределение вида по каждому градиенту (т.е. по каждой оси) гиперпространства ниш при отсутствии конкуренции имеет колоколовидную форму (рис. 5а): один максимум в наиболее благоприятных условиях и два пессимума – на обоих концах кривой, плавно приближающихся к нулевому значению обилия (покрытия, веса или плотности). Если на части оси расположен более сильный конкурент (Б) с включенной нишей, то вид А может быть вытеснен из самых благоприятных для него местообитаний в менее благоприятные (рис. 5б). Подобные полимодальные распределения, возникающие в результате оттеснения конкурентно более слабых видов к периферии их фундаментальных ниш, являются следствием ценотического механизма, описываемого центробежной моделью организации растительности [Keddy, 1992; Wischeu, Keddy, 1992].

Регенерационные ниши

Под *регенерационной нишей* [Grubb, 1985] понимается набор условий, позволяющий войти в фитоценоз новому виду. Например, регенерационная ниша тополей и ив включает свежие влажные отложения аллювия вдоль берега реки. Если на аллювии сформируется травяной покров, то легкие семена этих растений не смогут достигнуть почвы и прорасти. Размер семян определяет характер регенерационной ниши в тропических лесах [Lusk, 1995]: крупносеменные виды приживаются на минеральной почве, а мелкосеменные – на разложившейся древесине.

Исследования факторов сосуществования и формирования высокого биологического разнообразия (раздел 8.1) в травяных сообществах шведских и эстонских альваров (лугов на известковых породах), а также аналогичные исследования субальпийских лугов Карпат [van der Maarel, Sykes, 1993; Kull, Zobel, 1991, 1994; Herben et al., 1993, 1994] показали, что регенерационная ниша для луговых видов может иметь ничтожно малые размеры. Для проростков этих видов соседство со взрослыми растениями благоприятнее оголенного участка почвы при нарушениях (в этом проявляется эффект растений-«нянь»; см. раздел 7.2.2). Таким образом, регенерационные ниши разных видов различны, и их изучение помогает объяснить закономерности сосуществования видов в сообществах.

Регенерационные ниши организует человек, проводя обработку почвы перед посевом культурных растений. Чтобы обогатить состав естественного луга ценными кормовыми злаками и бобовыми, также создают регенерационную нишу путем дискования дернины, при котором образуются участки поверхности, лишённые растений. Внедренные виды после развития их популяций выдерживают конкуренцию с имеющимися в травостое видами.

4.2. Системы ЭФС

Как уже отмечалось, термин «стратегия» первоначально появился в экологии животных в 1950-е годы и лишь в 1970-е годы перекочевал в

экологию растений. Однако, как это часто бывает в науке, изучение содержания этого понятия намного опередило появление термина.

4.2.1. Система Маклиода – Пианки

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж. Маклиод [McLeod, 1884] (цит. по [Hermy, Stieperaere, 1985]), который разделил их по способу выживания на «пролетариев» и «капиталистов». Столь экстравагантные названия для типов были данью моде (именно в этот период в Европу пришел марксизм), тем не менее аналогии Маклиода весьма удачны.

Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят под зиму с капиталом из фитомассы многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. *Растения-пролетарии*, напротив, зимуют в стадии семян, то есть без капитала, так как при этом типе стратегии энергия затрачивается на размножение.

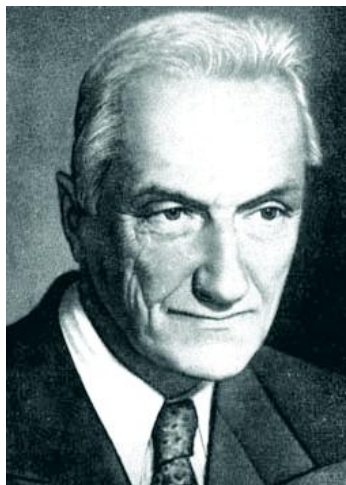
Спустя восемь десятилетий П. Макартур и Е. Уилсон [MacArthur, Wilson, 1967] заново открыли типы стратегий Маклиода, описав их как результат двух типов отбора видов – *r*- и *K*-отбора. Позднее представления об этих типах отбора подробно разработал Э. Пианка [1981]: *r*-отбор – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а *K*-отбор – на поддержание жизни взрослого организма.

Несмотря на то что стратегии *r*- и *K*-отбора были разработаны для животных, они в целом соответствовали стратегиям растений – «пролетариям» и «капиталистам». Э. Пианка [1981] подчеркнул, что «мир раскрашен не только в черное и белое» – в природе преобладают организмы с переходными типами стратегий (между *r*- и *K*-отборами). Это дает основание называть одномерную классификацию стратегий по вкладу энергии в репродуктивное усилие «системой Маклиода – Пианки» [Миркин и др., 1989].

«Пролетарии» – это однолетники, которые образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то их часть попадает в благоприятные условия. «Капиталисты», затрачивая меньше сил на репродуктивное усилие, выживают благодаря наличию зимующих (переняющих) органов с запасом органических веществ, позволяющих переживать неблагоприятные условия. К ним относятся многолетники, которые многократно дают потомство. Растения с переходным типом стратегии, например, многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей зимующих органов.

4.2.2. Система Раменского – Грайма

Второй вариант типов стратегий отражает не только возможности выживания при разных затратах энергии на репродуктивное усилие (размер этого усилия коррелирует со степенью нарушенности местобитания), но и адаптации растений к условиям разной степени благоприятности.



Леонтий Григорьевич
Раменский (1884–1953)

Л.Г. Раменский [1938] разделил все виды на три «ценобиотических типа» (к этому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов): виолентов, пациентов и эксплерентов. Эти «ценобиотические типы» он определил следующим образом.

Виоленты (силовики, «львы») – это «конкурентно мощные растения, энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды» [там же, с. 379].

Пациенты (выносливцы, «верблюды») «в борьбе за существование <...> берут не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным» [там же, с. 379].

Эксплеренты (выполняющие, «шакалы») «имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они вытесняются последними» [там же, с. 380].

Система Раменского осталась незамеченной даже в России, так как в отечественной фитоценологии в это время господствовали представления В.Н. Сукачева о фитоценотипах (эдификаторах и ассектаторах). За рубежом о ней просто не знали.

На долю Дж. Грайма [Grime, 1979; Grime et al., 1988], открывшего те же стратегии, но гораздо позже, напротив, выпал грандиозный успех, сделавший его одним из наиболее цитируемых ботаников. Грайм повторил концепцию Раменского, что называется, «один к одному». Однако Раменский посвятил «ценобиотическим типам» всего несколько страниц, а Грайм сделал их предметом детального обсуждения в двух цитированных монографиях. Поэтому эту систему ЭФС следует называть системой Раменского – Грайма.



Джон Филип Грайм
(р. 1935)

Характеристика первичных типов стратегий

В отличие от системы стратегий Маклиода – Пианки, система Раменского – Грайма двумерна, и предложенные ими типы стратегий отражают отношение растений к двум факторам: благоприятности условий местообитания и нарушениям. На рис. 6 показана эта система типов стратегий в виде так называемого «треугольника Грайма». Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Вслед за Т.А. Работновым мы используем приоритетные названия типов, которые дал Раменский. Помимо приоритетности эти термины еще и более точные, так как, например, «конкуренты» Грайма находятся вне конкуренции.

Содержание первичных типов стратегий сводится к следующему.

С (от англ. competitor – конкурент) – *виолент*, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы (например, *Phalaroides arundinacea* в прирусловой пойме рек умеренной полосы или *Phragmites australis* в дельтах южных рек полупустынной и пустынной зон), которые произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, ЭМП, теплый климат) при отсутствии нарушений. Они имеют распростертую крону (или корневища, как у канареечника и тростника), за счет которой держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний.

Виоленты всегда абсолютно доминируют в фитоценозах, примесь других видов незначительна. Пример типичного виолента – бук (*Fagus*). В буковых лесах под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников (такие леса называют мертвопокровными). В зарослях тростника в дельте Волги биомасса доминанта составляет 99%, другие виды встречаются единично. У виолентов реализованная и фундаментальная ниши совпадают, так как эти растения настолько сильны, что всегда выходят победителями при конкуренции с другими претендентами на это экологическое пространство.

Виоленты могут процветать только при наличии значительного количества ресурсов ЭМП, воды и света. Эту особенность хорошо проил-

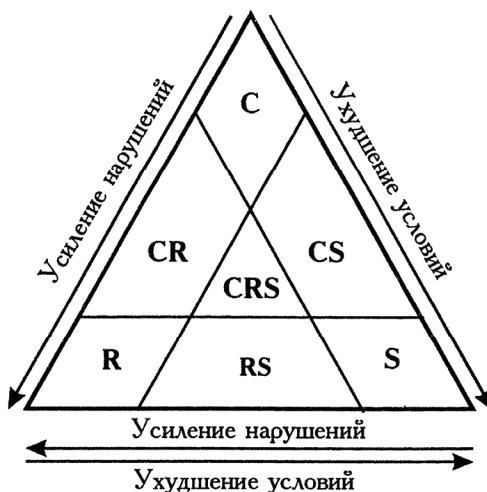


Рис. 6. Треугольник Грайма: C, R, S – первичные типы стратегий; CR, CS, RS, CRS – переходные (вторичные) типы стратегий

люстрировали опыты с высевом канареечника при разном уровне обеспечения ЭМП [Турубанова, Миркин, 1988]. При больших дозах минеральных удобрений проявлялась виолентность канареечника: он захватывал основную часть пространства ниш сообщества, и потому к шестому году жизни травостоя участие видов-спутников и их число были незначительными. На контроле, где удобрения не вносились и почвы были бедны ЭМП, к шестому году жизни сообщества канареечник практически выпал из посева и был вытеснен внедряющимися видами.

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т.д.) или при нарушениях (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т.д.) «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для выживания под воздействием этих факторов.

Чистый виолент – редкость, в природе чаще встречаются рассматриваемые далее вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

S (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – *пациент*, выносливец, «верблюд». Эти разнообразные растения обитают в неблагоприятных условиях (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов ЭМП, холодный климат, сильный выпас и т.д.) и переживают стресс за счет специальных адаптаций. Фитоценозы пациентов разомкнуты и состоят из небольшого числа видов. При этом каждый вид выживает по-своему, и конкуренции практически нет. Сообщества, по существу, представляют собой просто сумму популяций.

В некоторых фитоценозах пациенты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например *Asarum europaeum* в широколиственном лесу или мхи в еловом лесу. Поэтому целесообразно подразделять пациенты на два подтипа – *экологические* и *фитоценологические пациенты*. Экологические пациенты приспособлены к жизни в исходно бедных для растений местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом (например, растения пустынь), а фитоценологические – в исходно благоприятных для растений местообитаниях, где условия стресса создаются виолентами (например, уже упомянутый *Asarum europaeum* под сомкнутым пологом деревьев, виды рода *Oxycoccus* на сфагновых болотах).

R (от лат. ruderalis – сорный) – *эксплерент*, рудерал, «шакал». Эти растения замещают виоленты при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются невостребованными доминантами. Большинство эксплерентов – однолетники (реже – малолетники) с высоким репродуктивным усилием (т.е. «пролетарии» по терминологии Маклюда). Они способны формировать банк семян в почве (например, виды родов *Artemisia*, *Chenopodium*, *Atriplex*) или имеют приспособления для распространения плодов и семян (например, летучки у видов родов *Taraxacum*, *Cirsium* или прицепки – у *Lappula* и *Arctium*, плоды которых разносят животные и человек). Семена некоторых растений распространяются водой. К интенсивному семенному размножению не-

Таблица 6

Сравнительная характеристика типов стратегий растений
на видовом уровне

Признак	Тип стратегии		
	виолент (C)	пациент (S)	эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираанием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический
Экологическая ниша	Широкая; по объему реализованная ниша близка к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; по объему реализованная ниша приближается к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; по объему реализованная ниша много меньше фундаментальной, дифференциация ниш слабая

редко добавляется вегетативное, например корневищами и корневыми отпрысками у видов рода *Sonchus*.

Таким образом, рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно сравнить с «ремонтной бригадой» и «легкой кавалерией природы», которая, как живица на пораненном стволе сосны, заживает нанесенные природе раны.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных фитоценозах без нарушений. Это происходит в двух случаях:

1) при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах ценотически сильных видов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях).

2) при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса, который пациенты, постоянно присутствующие в сообществе, не могут освоить. В пустыне одно-

летники-эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром. Конкуренции со стороны пустынных кустарников с разреженным пологом и глубокими корневыми системами они при этом не испытывают.

Такие растения-эксплеренты, которые постоянно присутствуют в фитоценозах в покоем состоянии и периодически дают вспышки обилия, можно назвать *ложными эксплелентами* (в отличие от типичных «асоциальных» растений-«бродяг», которые являются настоящими эксплелентами).

В табл. 6 приведена сравнительная характеристика трех типов первичных стратегий растений системы Раменского – Грайма. Особенности популяций растений с разными стратегиями рассмотрены в разделе 5.6.

По И.Ю. Усманову [1989], затраты энергии у виолентов, пациентов и эксплелентов направлены соответственно на рост, поддержание и размножение, причем, если затраты на рост и размножение малоспецифичны и эти задачи все растения решают более или менее одинаково, то механизмы противостояния стрессу также, естественно, будут специфичны при разных типах стрессов.

Вторичные стратегии

Первичные типы стратегий связаны множеством переходных типов, которые называются *вторичными стратегиями*. Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов «чистых» первичных стратегий, в особенности виолентов.

Примером вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является *Pinus sylvestris*, которая может формировать высокие древостои на бедных песчаных почвах, а также все виды рода *Picea*, которые произрастают в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах.

Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как *Alnus incana*, разрастающаяся на вырубках, и *Urtica dioica* – обычный доминант нарушенных сообществ, которые формируются на почвах, богатых азотом.

Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) можно наблюдать на вытоптанных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне (например, виды из рода *Peganum*).

Вторичный тип стратегии CRS представляют все луговые растения, которые сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплелентности, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у *Dactylis glomerata* больше признаков виолентности, у *Hordeum brevisubulatum* или *Puccinellia distans* – пациентности, а у *Elytrigia repens* – эксплелентности.

Пластичность стратегии

Многие виды обладают *пластичностью стратегии*, то есть меняют свое поведение в разных экологических условиях. Например, *Quercus*

robur в местообитаниях с оптимальными условиями – типичный виолент, а у южной границы ареала он представлен кустарниковой формой и является пациентом. Пациентом на засоленных почвах является *Phragmites australis*, который в дельте рек имеет стратегию настоящего виолента. Японское искусство выращивания карликовых деревьев («бонсай») основано на превращении виолентов в пациенты. Природный «бонсай» создается из сосны на верховых болотах. На сфагновых кочках растут сосенки *Pinus sylvestris* forma *pumilis* Abolin, которые в возрасте 90–100 лет имеют высоту меньше метра, у них короткая хвоя, но возможно образование шишки, чаще всего одной за долгую жизнь.

Стратегии культурных и сорных растений

К эксплерентам относятся все культурные растения и полевые сорняки. Н.И. Вавилов считал, что культурные растения – выходцы из среднегорного пояса, где их предки произрастали на осыпях. В этих условиях выживают лишь однолетние растения-эксплеренты, успевающие дать семена до следующего акта нарушения сообщества новой порцией осыпного материала. В дальнейшем искусственным отбором человек еще более повысил репродуктивный потенциал культурных растений и их эксплерентность (у сверхурожайных сортов пшеницы на формирование зерна расходуется до 60% продуктов фотосинтеза). Одновременно человек снизил их пациентность и виолентность, так как взял на себя функции защиты растений от конкуренции с сорными растениями, от насекомых, болезней и неблагоприятных условий.

Высокопродуктивные культурные растения – это некие «сверхэксплеренты», перекормленные неженки, для выращивания которых требуются очень большие затраты энергии (на обработку почвы, полив, удобрение, защиту от вредителей и т.д.).

Это направление селекции на повышение эксплерентности (продукционного потенциала) было особенно характерно для периода «зеленой революции», которая прошла в 1960–1970-х годах в странах тропического и субтропического поясов и нанесла существенный ущерб состоянию окружающей среды.

В настоящее время направление селекции меняется, и наметился переход от создания сортов-рекордсменов к сортам-труженикам. Такая селекция называется *адаптивной* [Жученко, 1988] и ведет к восстановлению у культурных растений свойств пациентности и виолентности. Это позволяет возделывать новые сорта с меньшими затратами энергии, так как растения могут переносить засуху, устойчивы к грибным болезням, отрастают при поедании части их листовой массы фитофагами, способны конкурировать с сорными растениями.

При селекции и размещении культурных растений особое внимание уделяется адаптивному потенциалу, то есть их «скрытой пациентности». Примером растения со «скрытой пациентностью» является северянка рожь. Эта озимая и холодостойкая культура в годы засухи, когда пшеница практически не дает урожая, выручает земледельца, так как

успевает пройти основные фазы онтогенеза за счет осенних и весенних осадков. При самой жестокой засухе в степной зоне за счет ржи можно получить умеренный урожай зерна.

По-иному складывались отношения сорных растений и человека, который стремился очистить от них поля. В итоге, сорняки приобрели защитные свойства, дающие им преимущества в конкуренции с культурными растениями. Они быстрее отрастают в весенний период и благодаря более развитым и глубоким корневым системам, активнее усваивают воду и ЭМП.

Таким образом, если за 10 тыс лет земледелия человек сделал культурные растения «перекормленными неженками», то сорные растения, наоборот, «закалились» и приобрели адаптации, позволяющие им устойчиво сохраняться в посевах. Они формируют огромные банки семян, достигающие многих миллионов на одном гектаре поля (считается, что на одно высеянное зерно пшеницы в почве содержится в среднем около 200 семян сорняков).

4.3. Фитоценоотипы

Заканчивая рассмотрение ЭФС растений, коснемся еще одной системы оценки разнокачественности растений – их роли в фитоценозе. Эта система фитоценотических типов – *фитоценоотипов* (ФТ) – благодаря В.Н. Сукачеву была достаточно популярной в российской НОР.

Сукачев выделял *эдификаторы*, то есть обильные виды, которые формируют внутреннюю среду сообщества и в значительной мере определяют появление в нем других видов, играющих второстепенную роль и названных *ассектаторами*.

Среди эдификаторов различались автохтонные (т.е. природные) и дигрессивные (связанные с нарушениями), а среди ассектаторов – эдификаторофилы и эдификаторофобы. Впрочем, в дальнейшем это разделение использовалось крайне редко, и последователи Сукачева различали обобщенные группы эдификаторов и ассектаторов. Переходные виды между эдификаторами и ассектаторами получили название *со-эдификаторов*.

Система Сукачева была вполне приемлемой для лесных сообществ, так как в них деревья-доминанты затеняют растения напочвенного покрова, вызывают процессы выщелачивания почвы. Тем самым они во многом определяют состав видов трав, кустарничков и мхов. Однако эдификаторами стали называть более или менее обильные виды и при описании другой растительности – тундровой, луговой, степной, пустынной и даже пашенной, что было уже неправомочным.

Неуниверсальный характер систем ФТ обусловлен тем, что, во-первых, доминирование выражено не во всех типах сообществ и, во-вторых, далеко не всякий доминант существенно влияет на состав всех прочих видов сообщества и поэтому не может быть назван эдификатором.

Система ЭФС Раменского – Грайма дает больше возможностей для анализа разнокачественности видов в сообществах, чем система ФТ.

4.4. Основные положения главы 4

Типы поведения (эколого-фитоценоотические стратегии) растений – наиболее обобщенная характеристика отношения видов к комплексу абиотических и биотических факторов среды, объясняющая фитоценоотический статус вида в различных сообществах и особенности формируемых им популяций.

Важнейший биотический фактор для растений – их взаимовлияние в процессе конкуренции, то есть соревнование особей при потреблении ресурсов. Конкуренция может быть симметричной и асимметричной, но в условиях многовидовых растительных сообществ имеет диффузный характер: много видов одновременно конкурируют за одни и те же ресурсы.

Интенсивность конкуренции снижается за счет того, что разные виды растений имеют разные экологические ниши. Под экологической нишей понимается совокупность занимаемого видом пространства, потребностей в ресурсах и временных ритмов «работы по профессии». Различают фундаментальную, реализованную и регенерационную ниши. Разность объемов фундаментальной и реализованной ниши – важнейшая характеристика ЭФС растений.

Представления о типах поведения растений намного опередили появление термина «стратегия». Первая система ЭФС растений была предложена в 1884 году Дж. Макклиодом, различавшим растения-пролетарии и растения-капиталисты. Спустя восемь десятилетий этот подход был вновь открыт П. Макартуром и Е. Уилсоном, которые сформулировали представления об *r*- и *K*-отборах (соответственно в направлении увеличения доли затрат на размножение и на поддержание жизнедеятельности взрослого организма).

Л.Г. Раменский в 1935 году и затем Дж.Ф. Грайм в 1979 независимо описали двумерную систему типов стратегий, которая отражает реакцию видов растений на уровень благоприятности условий среды и интенсивность нарушений. Три первичных типа стратегий, названных виолентами (С), пациентами (S) и эксплерентами (R), связаны переходными вторичными стратегиями. У некоторых видов имеется свойство пластичности стратегий, позволяющее им в зависимости от условий среды проявлять свойства виолентности или пациентности. Эта система – наиболее крупное достижение теории НОР на видовом уровне.

В российской НОР сохраняет популярность система фитоценоотических типов – фитоценоотипов, которая в наиболее полном варианте была предложена В.Н. Сукачевым, различавшим эдификаторы (строители фитоценозов), ассектаторы (второстепенные виды) и создификаторы (переходная группа видов). Эта система не универсальна и применима к лесным и некоторым другим сообществам с четко выраженными доминантами, обладающими высоким средообразующим потенциалом. В других случаях выделение эдификаторов неправомерно и более удобно использовать систему ЭФС Раменского – Грайма, тем более что эдификаторы лесных сообществ соответствуют типу стратегии виолент.

Глава 5

ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

Изучение популяций растений (ПР) весьма важно для современной НОР, так как в свойствах популяций проявляются генетический потенциал устойчивости вида в конкретном местообитании и влияние на него биотических факторов, в первую очередь, конкуренции. Параметры популяции в сообществе обусловлены взаимодействием ее биотического (генетического) потенциала и сопротивления среды, которая включает комплексы абиотических и биотических факторов [Марков, 1986; Злобин, 2009].

5.1. Понятие фитоценотической популяции

В науке сложилось два понимания популяции – генетическое и экологическое.

Генетическая популяция – это совокупность особей одного вида, которые связаны отношениями панмиксии, то есть обмена генами. У такой популяции, как говорят генетики, «общий генетический пул» (пул – это синоним фонда). Генетические популяции называются также менделевскими. Хотя о закономерностях их формирования и динамики сказано много, но установить в природе генетическую популяцию практически невозможно. Поэтому в экологии используется другое, более удобное понимание популяции – локальное.

Локальная популяция – это совокупность особей одного вида в пределах однородного экотопа. Поскольку однородный экотоп занят одним фитоценозом, то границы локальных популяций совпадают с границами фитоценоза (о сложности установления границ фитоценоза см. в разделе 7.1). Такие локальные ПР называются *фитоценотическими* или *ценопопуляциями*. В дальнейшем под ПР мы будем понимать именно ценопопуляции [Ценопопуляции..., 1988].

Размер ценопопуляции зависит от размера контура однородного экотопа и соответственно занимающего его фитоценоза. При сложном рельефе такие популяции могут иметь площадь в несколько квадратных метров, а на равнине (особенно в условиях лесной зоны, где влияние деревьев способно нивелировать мелкие различия условий среды) – тысячи квадратных метров.

Для описания ПР используется много признаков, главными из которых являются плотность ПР, то есть количество особей, приходящееся на единицу площади, и ее гетерогенность, то есть наличие в составе ПР особей, различающихся по возрасту, жизненности (виталитету) и т.д.

5.2. Сравнение популяций растений и животных

Главное отличие ПР от популяций животных (табл. 7) заключается в том, что обладающие подвижностью животные могут более активно реагировать на складывающиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность облегчает им и защиту от хищников. Растения прикреплены к почве и потому вынуждены реагировать на меняющиеся биотические (хищники, паразиты, конкуренция с более сильным партнером) или абиотические (засуха, засоление и т.д.) условия за счет морфологических или физиолого-биохимических адаптивных реакций.

Таблица 7

Сравнительная характеристика популяций растений и животных
(по [Злобин, 1989], с изменениями)

Признак	Растения	Животные
Границы особей	не всегда четко определены, и в качестве структурных элементов популяций выступают как генеты, так и раметы	четко определены
Продолжительность периода роста	как правило, не ограничена; рост за счет меристем, сохраняющихся в течение всей жизни, что ведет к нарастанию биомассы популяции в течение жизни особей	чаще всего ограничена (млекопитающие, насекомые); рост завершается к фазе репродуктивной зрелости или раньше, что обеспечивает сравнительную стабильность биомассы популяции половозрелых особей
Модулярная структура	выражена; модулями являются побеги	отсутствует
Вариация особей одного возраста	значительная	незначительная
Факторы регулирования плотности	рождаемость и смертность	плотность популяции, кроме того, меняется во время миграции особей
Отношение к стрессу (неблагоприятным условиям среды)	повышение устойчивости за счет онтогенетических адаптаций	адаптации дополняются способностью к миграциям
Резервные группы	имеются почвенные банки диаспор	как правило, отсутствуют
Забота о потомстве	отсутствует	имеют многочисленные механизмы, обеспечивающие безопасность потомства

5.3. Регулирование плотности и распределение популяций растений в пространстве

Дж. Харпер [Harper, 1977] сформулировал представления о двух полярных типах регулирования плотности ПР: зависимостью от смертности и пластичностью.

При регулировании плотности ПР *зависимостью от смертности* с возрастом число особей в ПР уменьшается и приходит к некому конечному значению, которое является итогом взаимодействия «сопротивления среды» и биологического потенциала вида. При регулировании плотности ПР за счет *пластичности* с увеличением числа особей уменьшается их размер (происходит их миниатюризация).

Регулирование пластичностью свойственно ПР малолетников [Марков, 1990, 2012], размер которых в зависимости от плотности может различаться в тысячи раз. Этот тип регуляции в особенности характерен для сорных и рудеральных растений, но наблюдается и в естественных сообществах, например у видов-однолетников злаковников Средиземноморья [Ресо, Espigares, 1994].

Кроме того, возможна экотопическая регуляция плотности ПР. У популяций пациентов в крайне неблагоприятных условиях, которые сдерживают рост и развитие растений, то есть вызывают стресс (при сильном засолении, крайней сухости, сильном затенении и т.д.), фактором регулирования плотности популяций может быть и сам абиотический стресс. Иными словами, плотность популяций будет зависеть именно от приспособленности вида к этим условиям (т.е. пациентности) и от степени неблагоприятности (сопротивления) среды.

Однако у большинства растений плотность популяций регулируется одновременно двумя или даже тремя характеристиками: зависимостью от смертности, пластичностью и сопротивлением среды. Иначе говоря, чем выше плотность ПР и ярче выражен стресс, тем мельче особи. Но это справедливо до определенного предела, что применительно к луговым злакам и пшенице было установлено Н.В. Пешковой [1987].

Распределению особей ПР в пространстве посвящена обширная литература, так как оно было одним из наиболее излюбленных объектов статистиков в популяционной биологии и фитоценологии в 1960–70-е годы [Василевич, 1969].

Общеизвестны основные типы распределений – *случайное, регулярное, контагиозное* (пятнистое), однако не до конца понятен их биологический смысл. Для многих видов случайное распределение является показателем оптимальности условий: вид распределен по площади сообщества наиболее целесообразно, а отклонение от случайного – неблагоприятности условий: вид вытесняется более сильными конкурентами в небольшие популяционные локусы-рефугиумы с ослабленным режимом фитоценологических отношений. Однако это положение не носит всеобщего характера, так как есть виды (как правило, с клональным типом размножения, см. раздел 5.3), для которых пятнистость является как раз нормой, соответствующей оптимальным условиям.

5.4. Признаки популяции растений

При исследовании популяций растений используются те же признаки, что и при изучении отдельных индивидуумов, с той лишь разницей, что в этом случае по любому из признаков проводится статистическая оценка как простыми непараметрическими показателями (мода, медиана, квартили), так и статистическими – средним арифметическим, его ошибкой, дисперсией, коэффициентом асимметрии, эксцессом и т.д. Наконец, возможны описание эмпирического распределения нелинейной функцией или его аппроксимация какому-то теоретическому распределению (нормальному, Пуассона и т.д.).

Признаки ПР отражают ее возрастное состояние и уровень жизненного состояния особей, что проявляется в размере, морфологической структуре, скорости роста, вкладе в репродукцию каждого отдельного индивидуума. Эти признаки подразделяют на группы статических и динамических и далее – на метрические и аллометрические.

Статические признаки учитываются однократно, а *динамические* – многократно (хотя бы дважды) с определенным интервалом времени. *Метрические* показатели определяются путем измерения какого-то признака, а *аллометрические* – как частное от деления значений двух признаков.

Ю.А. Злобин [1996, 2009] считает главными параметрами оценки состояния вида на уровне ПР следующие:

- численность особей в ПР;
- запас фитомассы в ПР;
- размер популяционного поля;
- плотность ПР (понимается как число особей, приходящихся на единицу площади);
- структуру ПР, то есть соотношение особей разного возраста, размера, жизненного состояния, пола, составляющих соответствующие (возрастные, размерные, виталитетные и т.п.) спектры ПР;
- тип размещения особей по популяционному полю (контагиозный, стохастический или регулярный).

5.5. Гетерогенность популяции растений

Разнообразие растений внутри ПР – наиболее важное свойство природных популяций, повышающее полноту использования ресурсов (у разных особей – различные микрониши) и их адаптированность к условиям растительного сообщества.

Вариация определяется как генетическими факторами (по геному различаются растения не только разных, но и одной ПР, которые в природе составляют смесь нескольких генетических вариантов вида – экотипов), так и фенотипическими, причем роль генома в формировании неоднородности особей популяции сравнительно невелика. При этом разнообразие моделируется воспроизведением свойств природных ПР искусственными аналогами в сельскохозяйственных экосистемах.

5.5.1. Факторы гетерогенности ПР

Основными формами разнообразия особей внутри ПР Ю.А.Злобин [2009] считает:

возрастную, обусловленную разновозрастностью особей (календарной или возрастными состояниями);

генетическую, связанную с наличием в составе ПР генетически различных особей (экотипов);

размерную, связанную с наличием в составе ПР особей разного размера, что отражает разный уровень жизненности.

При этом варьирование размера растений является самой важной компонентой неоднородности ПР. Злобин указывает следующие источники формирования гетерогенности ПР по размеру:

разница качества семян – всходы крупных семян лучше обеспечены стартовым количеством ЭМП и потому развиваются быстрее, что позволяет им быть более мощными конкурентами с первых этапов развития;

варьирование условий прорастания семян – благоприятность регенерационной ниши, которая зависит от микровариации почвы («лотереи») и от напряженности конкуренции. Мы уже отмечали, что во многих случаях оголенная поверхность почвы – не лучшая регенерационная ниша, и новые растения быстрее развиваются при наличии растений-«нянь», причем не только в классическом варианте с «нянями» для кактусов (см. раздел 7.2.2), но и в луговых травостоях [van der Maarel, Sykes, 1993]. Видимо, для разных возобновляющихся видов благоприятными будут разные условия;

разница в темпах роста растений – важный соревновательный фактор, результирующий влияние первых двух факторов и также зависящий от генотипа растения, поскольку разные экотипы одной популяции могут различаться по скорости развития растений на первых этапах онтогенеза;

деятельность фитофагов – поражение всходов растений фитофагами во многом носит случайный характер, но возможны и более и менее «вкусные» экотипы, например с разным содержанием цианидов. В этом случае всходы «менее вкусного» экотипа будут иметь преимущества, так как быстрее сформируют фотосинтетическую поверхность, а следовательно, и лучше обеспечат протекание процессов роста и развития;

асимметричная конкуренция – результат влияния всех факторов: лучше развитое растение будет выигрывать в конкуренции с менее развитым, и эта асимметрия отношений будет возрастать вплоть до полной элиминации более слабых особей в процессе конкурентного исключения.

5.5.2. Онтогенетическая тактика ПР

Для понимания природы разнокачественности особей ПР очень важно изучение онтогенетической тактики, то есть направления изменения неоднородности ПР в процессе ее возрастных преобразований. Ю.А. Злобин [2009] предлагает различать четыре гипотетически возможных варианта онтогенетической тактики:

стабилизацию (уровень неоднородности сохраняется);
конвергенцию (уровень неоднородности снижается);
дивергенцию (уровень неоднородности повышается);
неопределенность (уровень неоднородности варьируется).

В природе, видимо, наиболее распространена дивергентная тактика, так как возрастание внутривидового разнообразия, позволяя наиболее полно использовать ресурсы, обеспечивает максимум биологической продукции. Кроме того, у разных по размеру особей соцветия расположены на различной высоте, что ослабляет конкуренцию цветков за опылителей, и, как указывает Злобин, растения разного размера могут различаться по фенологии – зацветать в разное время, иметь разный период цветения. Такой вариант онтогенетической тактики, как основной для таежных ценозов, рассматривал С.А. Дыренков [1984], писавший о зависимости внутривидового разнообразия деревьев-доминантов и стабильности сообществ. Изменения веса и числа побегов у сеяных луговых многолетних трав выявляли и уфимские фитосоциологи [Миркин, Горская, 1989].

Однако известно немало данных и о распространении конвергентных моделей онтогенетической тактики, когда с возрастом размер особей ПР выравнивается (особенно у растений с эксплерентной ориентацией стратегии, формирующих оппортунистические ПР).

Для характеристики гетерогенности ПР сегодня используют два основных подхода: исследование возрастного спектра ПР (или, если невозможно определить абсолютный возраст, спектра возрастных состояний) и анализ морфологической гетерогенности ПР, отражающей их виталитет.

5.5.3. Возрастной состав ПР

Как уже отмечалось, значительный вклад в изучение возрастного спектра ПР внесли московские демографы растений, объединившиеся на платформе идей Т.А. Работнова и А.А. Уранова (Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, Л.А. Жукова и др.). За годы их работы был накоплен огромный материал о возрастном составе ПР разных видов (включая и сеяные многолетние травы) в различных типах растительности, в стабильных и нестабильных условиях, при различных вариантах сукцессий (включая влияние выпаса), многолетних флуктуациях и т.д. В общей сложности было исследовано свыше 300 видов растений.

Представителями онтогенетического направления анализа ПР были разработаны специальные ключи для определения возрастного состояния растений, причем число различаемых состояний меняется от 5 до 11. В табл. 8 приведена классификация возрастных состояний растений, которая используется московскими демографами.

Таблица 8

Периодизация онтогенеза цветковых растений
(по [Жукова, 1987])

Период	Возрастное состояние растений	Условное обозначение
Латентный	семена	sm
Виргинильный	проростки	p
	ювенильные	j
	имматурные	im
	виргинильные	v
Генеративный	молодые генеративные	g ¹
	средние генеративные	g ²
	старые генеративные	g ³
Сенильный	субсенильные	ss
	сенильные	s
	отмирающие	sc

По соотношению представителей разных возрастных групп растений Т.А. Работнов [1950] выделял три типа ПР (масштаба ценопопуляции) – *инвазионные*, состоящие в основном из молодых растений, *нормальные*, в составе которых представлены все возрастные состояния, и *регрессивные*, представленные в основном сенильными особями (табл. 9).

Таблица 9

Классификация ценопопуляций по спектру
возрастного состава

Возрастное состояние особи	Тип ценопопуляции		
	Инвазионная	Нормальная	Регрессивная
Ювенильное	+++	+	–
Генеративное	+	+++	+
Сенильное	–	+	+++

Кроме этих трех основных типов, которые очень удобны для оценки положения вида в сообществе и прогноза его дальнейшего поведения в ходе сукцессии, Т.А. Работнов выделил как специальный тип – *ложноинвазионные ценопопуляции*. Они образуются у тех видов растений, которые имеют в почве банк семян (см. раздел 5.4) или вегетативных зачатков (корневища, клубни, луковички). Обычно эти растения находятся в состоянии покоя и отсутствуют в составе травостоя. Если на семе-

на подействует фактор, способный вывести какую-то часть из такого состояния, то происходит массовое развитие растений, и ПР может стать преобладающей в сообществе, то есть доминантом.

Прорастание семян может стимулироваться нарушением целостности верхнего слоя почвы. При этом в ней увеличивается количество воздуха, а аэробные микроорганизмы переводят аммонийные формы азота в нитратные. Повышение концентрации нитратов в почвенном растворе вызывает прорастание семян и почек на вегетативных органах у растений нитрофильной ориентации, к числу которых относятся многие эксплеренты. Именно поэтому в луговых сообществах при нарушениях развиваются ложноинвазионные ПР рудеральных видов. Эти же виды могут появиться и в лесу, на месте вывороченного ветром старого дерева или порою кабанов. Ложноинвазионные ПР играют в сообществах важную роль, так как со вспышек обилия рудералов начинается процесс их восстановления.

Весьма интересно, что за рубежом при оценке возрастного состава ПР, как правило, авторы ограничиваются выделением небольшого (3–5) числа возрастных состояний, называемых *когортами* [Lieberman, Li, 1992; Fernández-Santos, Gómez-Gutiérrez, 1994].

5.5.4. Виталитет ПР

Виталитет – это жизненность (степень процветания или угнетения) организма. Глазомерные оценки его на уровне особей и даже целопопуляций обычны даже для маршрутного изучения растительности. В частности, при геоботаническом описании растительного сообщества часто отмечаются нормально развитые и угнетенные особи (малого размера, нецветущие). Балльную оценку виталитета растений используют и московские демографы, однако строгую количественную схему оценки виталитета ПР на основе оценок виталитетов входящих в ее состав особей предложил Ю.А. Злобин [1989, 2009]. Он разработал два варианта оценки виталитета: *одномерный* (по одному из признаков) и *многомерный*. Злобин отмечает, что в первом случае наиболее приемлемым показателем является вес особи. Во втором случае каждая особь, включенная в выборку для характеристики ПР, оценивается по множеству признаков, а далее в ходе процедуры факторного анализа устанавливается направление максимального варьирования этого признакового пространства и выбираются ключевые признаки, которые наиболее точно индицируют виталитет особи.

Мы ограничимся рассмотрением первого варианта. Логика и методика определения виталитета этим способом предельно просты. Выбрав признак, который отражает виталитет (вес растения, число побегов, высота и т.п.), получают выборку из 25–50 результатов измерений растений, которую ранжируют от минимума к максимуму, и делят ряд на три части – крупные, промежуточные и мелкие особи, соответственно обозначаемые буквами а, б и с. При этом первоначально выделяют границы для особей промежуточного класса виталитета. Они опре-

деляются как лежащие между значениями среднеарифметического и ошибки его выборочности: $\bar{X} + S\bar{X}$ и $\bar{X} - S\bar{X}$. Поскольку величина $S\bar{X}$ зависит от объема выборки, можно использовать более простой вариант: разделить диапазон изменения признака на три равные части. По соотношению участия в ПР числа особей этих групп (крупные, средние, мелкие) оценивается виталитет ПР (рис. 7).

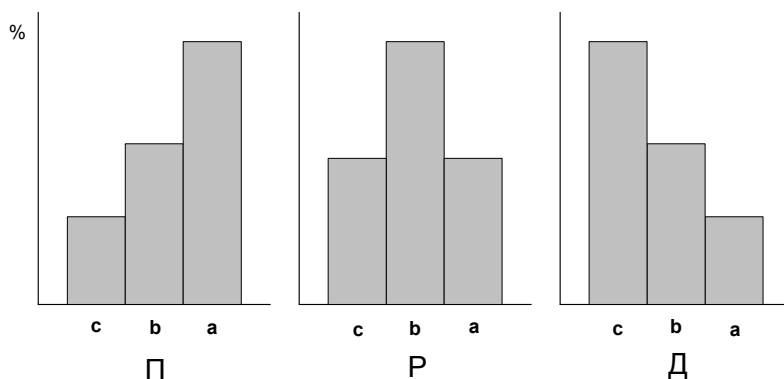


Рис. 7. Модельные спектры виталитетного состава популяций растений (по Ю.А. Злобину): П – процветающие, Р – равновесные, Д – депрессивные популяции; а – крупные особи, b – особи среднего размера, c – мелкие особи

Процветающие ПР характеризуются преобладанием особей первого (a) класса виталитета. Критическое условие их выделения: $Q = 1/2 (a + b) > c$.

Равновесные ПР характеризуются равенством представленности особей виталитетных классов a, b и c. Для них $Q = 1/2 (a + b) = c$.

Депрессивные ПР характеризуются преобладанием особей третьего (c) класса виталитета. Критическое условие их выделения: $Q = 1/2 (a + b) < c$.

Достоверность выявляемых закономерностей распределения особей по виталитетным группам оценивается тестом хи-квадрат: за теоретически ожидаемые значения нулевой гипотезы (отсутствие дифференциации растений) выбирается ситуация с равной представленностью особей всех трех групп (т.е. с относительными частотами 0,33).

Иными словами, чем больше доля крупных и средних по размеру особей, тем выше виталитет ПР. Этот несложный способ оценки ПР (особенно по сравнению с оценкой ее возрастного спектра, когда нередко приходится вести раскопку растений) очень информативен и использовался многими авторами для оценки ПР разных видов в разных типах сообществ.

Морфологическая неоднородность ПР может быть описана широким спектром методов статистики (весьма информативны коэффициент асимметрии, эксцесс, дисперсия).

5.5.5. О некоторых других формах гетерогенности ПР

Для двудомных растений возможно изучение *полового состава* ПР. Ю.А. Злобин [2009] подчеркивает, что у мужских особей диапазон варьирования признаков обычно шире, чем у женских, что в целом соответствует сформировавшемуся представлению о неравноценности полов в ходе эволюции: мужские особи более пластичны. У древесных видов, как правило, соотношение мужских и женских особей составляет 1:1 [Gibson, Menges, 1994], однако при неблагоприятных условиях доля мужских особей может возрасть [Falinski, 1980]. С.Н. Шереметьев [1983] считает, что разделение полов способствует дифференциации экологических ниш и более полному использованию экологических ресурсов.

В последние годы с внедрением эффективного метода анализа генетической неоднородности ПР (гель-электрофореза) появляется все большее количество работ, позволяющих сравнивать генетическую неоднородность разных локальных ПР одного вида и разных видов.

5.6. Банки диаспор и проростков

Когорты семян и проростков (квазисенильные особи, в понимании Т.А. Работнова) – это резерв восстановления плотности популяции, который остается незадействованным при отсутствии нарушений.

В особенности активно изучаются когорты покоящихся семян, которые формируют банки, являющиеся важнейшими составляющими жизненной стратегии рудеральных видов. Для виолентов и пациентов банки семян не характерны.

Сходство состава банков семян и сообщества варьируется в широких пределах и тем ниже, чем выше доля видов, представляющих первичные типы стратегии пациентов и виолентов или вторичные типы с доминированием этих свойств пациентности и виолентности. Этот вывод был проверен в самых разных типах сообществ злаковников [McDonald et al., 1996; Bakker et al., 1996], соленых маршей [Ungar, Woodell, 1993], сухих тропических лесов [Skoglund, 1992], дождевых тропических лесов [Russell-Smith, Lucas, 1994], травяных болот [Wisheu, Keddy, 1992], пустошей [Meney et al., 1994] и лишайниковых пустошей альпийского пояса [Semenova, Onipchenko, 1994]. Естественно, что соответствие состава банка семян и сообщества падает в ходе сукцессий [Kiirikki, 1993], когда на смену эксплерентам приходят виды со свойствами С- и S-стратегов, которые не формируют банков семян.

Отсутствием банков семян у подавляющего большинства видов полевых и субальпийских лугов объясняется сложность восстановления видового состава этих лугов после длительного применения удобрений. Выше уже отмечалось, что этот фактор обедняет видовое богатство сообществ из-за «выдавливания» ценотически слабых видов пациентной ориентации нитрофильными доминантами. В основном процесс восстановления происходит за счет «семенного дождя» извне, то есть

со смежных участков, куда семена могут доставляться ветром, водой, животными.

Наряду с банками семян, возможны банки диаспор споровых растений. У бриофитов банки диаспор включают споры и органы вегетативного размножения [Jonsson, 1993], у папоротникообразных – споры и гаметофиты. У многих видов папоротников споры могут сохранять способность к прорастанию десятки лет, поэтому банки спор и гаметофитов достигают десятков тысяч или даже миллионов единиц на один квадратный метр.

Важным элементом стратегии виолентов являются банки проростков. В отечественной литературе по лесоводству проростки (угнетенные ювенильные особи) называют «торчками» (они особенно характерны для дуба). Торчки могут жить до 3–5 лет. Если не произойдет нарушения древостоя и не высвободится ниша, то они оказываются невостребованными, погибают, замещаясь новыми. В тех случаях, когда в составе древостоя постоянные виолентные виды (дриады) сосуществуют с временными «ремонтными» эксплерентными видами (номадами, см. раздел 8.2.2), проростки более характерны для дриад [Gerhardt, 1993; Gerhardt, Hytteborn, 1992; Lusk, 1995], а семенные банки – для номад, хотя для древесных видов время пребывания семян в банке может быть очень непродолжительным – от нескольких месяцев до нескольких лет. У настоящих рудералов семена при захоронении сохраняют всхожесть сотни лет.

5.7. Популяции клональных растений

Особую группу, достаточно важную для многих типов сообществ (особенно лугов, степей, саванн), представляют вегетативно размножающиеся *клональные растения*. У этих растений основную роль при захвате и удерживании пространства (как физического, так и ниш) играют не особи семенного происхождения (генеты), а в большей или меньшей степени автономные от материнского растения вегетативные побеги – *раметы*.

Клоновость позволяет избежать стерильности у гибридов, ее роль возрастает при движении вдоль градиента «юг – север» [Krahulec, 1994]. Клональные растения играют важную роль в сукцессиях растительности, так как вегетативное размножение позволяет им дольше удерживаться в составе сукцессионных фаз при общем изменении флористического состава [Prach, Pysek, 1994]. Виды, сочетающие семенное и вегетативное размножение, имеют более обширные ареалы.

Способность к вегетативному размножению и разнообразие способов его реализации (за счет разного положения в пространстве, разной длины и разной динамики нарастания вегетативных побегов, перемещающих почки возобновления и называемых спейсерами) – один из важных факторов сосуществования видов в сообществах. По степени вегетативной подвижности видов в сообществе цитированные авторы

предлагают разделять их на группы «партизан» (*guerilla*, например *Elytrigia repens*) и «сидней» (*setters*, например *Festuca valesiaca*), которые связаны переходом.

Несмотря на разную степень автономности (включая и очень низкую, как у побегов плотнокустовых дерновинных злаков), раметы связаны отношениями, близкими к конкуренции, причем по мере улучшения условий для развития клона число и дифференциация раметов по размерам возрастают [Makita, 1996]. Соотношение чисел раметов и генетов (число раметов, приходящихся на один генет) – очень тонкий показатель состояния ПР. При проведении опытов с посевами многолетних трав [Миркин, Горская, 1989] было отмечено, что в жизни многолетнего злака можно различить три периода:

инициальный, когда биомасса формируется за счет достаточно большого числа небольших по размерам генетов и процесс самоизреживания ослаблен;

равновесный, когда рост числа раметов у каждого генета компенсирует сокращение числа генетов, происходящее в результате самоизреживания;

старения, когда на фоне продолжающегося снижения чисел генетов процесс образования раметов также затухает.

Вегетативное размножение широко распространено у средиземноморских кустарников, поскольку повышает их устойчивость к пожарам [Lloret, Zedler, 1991], и в сообществах с подвижными субстратами, таких как приморские пляжи и дюны [Jónsdóttir, 1991]. Описаны случаи инвазии клонального бамбука *Phyllostachys pubescens* в японские широколиственные леса, причем в силу высокой агрессивности (сочетание стратегий С и R) бамбук вызывал полное усыхание древостоя, образованного древесными видами, размножающимися семенным путем [Okutomi et al., 1996].

Элементом стратегии клональных растений является *банк вегетативных зачатков* (почек на корневищах, клубнях, луковицах и т.д.).

5.8. Различия ПР видов с разными типами стратегий

Рассматривая типы стратегий растений, мы подчеркивали, что в зависимости от стратегии виды отличаются типом регулирования плотности популяций, значимостью когорта резервного фонда – семян и проростков, способностью к вегетативному размножению. Для более полного представления о влиянии типа стратегии на характер ПР, сравним популяции видов с разными типами стратегий (табл. 10), как в разделе 4.2.2.

5.9. Популяции споровых растений

У папоротникообразных растений гаметофит и спорофит – независимые организмы, что делает изучение их популяций более сложным

Таблица 10

Различия популяций растений с разными ЭФС

Признак	Тип стратегии		
	Виолент (C)	Пациент (S)	Эксплерент (R)
Способ регуляции плотности популяции	Зависимость от смертности	Зависимость от абиотического стресса	Пластичность популяции
Тип возрастного состава популяции	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Инвазионный
Наличие банка семян	Нет	Нет	Есть
Наличие банка проростков	Есть	Нет	Нет
Роль вегетативного размножения (клональности)	Высокая	Низкая	Только у много-летников

по сравнению с популяциями семенных растений. Литовский ботаник И. Науялис [Naujalis, 1995], в частности, установил, что заростки хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов и в определении их численности главенствует сопротивление среды, преодолеть которое заросткам с крайне низким биотическим потенциалом удастся далеко не всегда. Их стратегия – ожидание, а поскольку длительность жизни спор, способных прорасти, ограничена (поэтому банки жизнеспособных спор возможны только в том случае, если они постоянно пополняются), то и плотность ПР гаметофитов невелика. Она не идет в сравнение с астрономическим количеством спор, которое продуцируют спорофиты.

У плаунов заростки являются эксплерентами только на первых стадиях развития, а затем они проявляют стратегию пациентов. Однако плата за пациентную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно несколько месяцев, папоротников – двух–четырёх лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий.

Когорты заростков имеют достаточно сложную структуру, особенно у папоротников. В их составе различают ювенильные, мужские, женские, двуполые, старые стерильные заростки и т.д. При этом в разных условиях структура популяций может меняться. Очевидно, что «КПД» такой когорты ограничен, так как шансов породить новый спорофит у женских заростков немного, и их совсем нет у мужских, как и у стерильных. Реальными продуцентами спорофитов являются лишь обоеполые заростки. Популяционный поток при такой структуре когорты гаметофитов поддерживается только за счет большого количества спор и их интенсивного прорастания.

В когортах заростков плаунов Науялис различает меньшее число возрастных состояний: до оплодотворения яйцеклетки и три стадии по-

сле оплодотворения (с подземным побегом, с надземным побегом, молодой спорофит). Особенностью этих когорт является тенденция к образованию агрегаций заростков.

Когорты гаметофитов хвощей наиболее сложны для изучения в природе и, как правило, исследуются в лаборатории. Их развитие, как отмечалось, наиболее стремительно, и заростки, не успевшие за 4–6 месяцев дать потомство, гибнут от морозов.

Когорта спорофитных поколений всех изученных видов представляет типичные клональные растения, размножающиеся надземными и подземными побегами. У клонов разных видов различается 5–7 онтогенетических фаз развития: от появления молодого растения и вплоть до деградации клона.

Клоны папоротников представлены пятнами (агрегациями). У плаунов формируются «ведьмины кольца», в образовании которых принимают участие грибы, симбиотически связанные с плаунами (особенно часто «кольца» наблюдаются в лишайниковых борах). Хвощи представлены парциальными кустами, формирующимися на корневищах.

Антропогенное влияние и разрушение экосистем может быть наиболее опасным фактором, угрожающим существованию популяций папоротникообразных.

5.10. Основные положения главы 5

Изучение популяций растений уходит корнями в работы лесоведов, которые при таксации исследовали закономерности возрастного состава древостоев. В настоящее время при изучении ПР особое внимание уделяется процессу их взаимодействия друг с другом.

Главное отличие ПР от популяций животных в том, что растения неподвижны и не могут избежать влияния неблагоприятных факторов, они реагируют на меняющиеся условия за счет морфологических или физиолого-биохимических адаптивных реакций.

Существуют два полярных типа регулирования плотности ПР: зависимостью от смертности и пластичностью. В первом случае с возрастом ПР число особей уменьшается и приходит к некому конечному значению, которое является равнодействующей между сопротивлением среды и биотическим потенциалом ПР. Во втором случае повышение плотности ПР сопровождается миниатюризацией особей.

Признаки ПР отражают ее возрастное состояние и уровень жизненного состояния особей через размер, морфологическое строение, скорость роста и вклад в репродукцию каждого отдельного растения. Главные признаки при оценке ПР – численность особей, фитомасса, плотность.

Гетерогенность – важное свойство природных ПР, повышающее полноту использования ресурсов и устойчивость. Различают генетическую, возрастную и размерную формы разнообразия особей внутри ПР. Последний вариант гетерогенности ПР обусловлен особенностями семян, варьированием условий в регенерационной нише, различиями в

темпах роста, влиянием фитофагов. У двудомных растений вклад в гетерогенность вносит наличие мужских и женских особей.

В поддержании устойчивости ПР большую роль играет резервный фонд – банки семян у эксплерентов и проростков у виолентов. В зависимости от участия в составе сообщества эксплерентов сходство между банком семян и видовым составом сообществ может существенно варьироваться, оно тем выше, чем более значимы в сообществе эксплеренты. Возможно формирование банка диаспор у споровых растений.

Своеобразны ПР клоновых растений, в которых очень важны раметы – вегетативные побеги, в большей или меньшей степени автономные от материнского растения. Элементом стратегии клоновых растений является банк вегетативных зачатков (почек на корневищах, клубнях, луковицах и т.д.). Участие ПР клоновых растений в составе растительности возрастает на градиенте «юг – север».

В ПР споровых растений когорты гаметофитов и спорофитов представляют независимые организмы с разными стратегиями. Гаметофиты (заростки) хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов, а плаунов – пациентов. Когорты спорофитных поколений представляют типичные клоновые растения со вторичной стратегией CRS при разном соотношении свойств виолентности, эксплерентности и пациентности у разных видов.

Глава 6

ОБОБЩЕНИЕ: ОБЗОР КОНТИНУУМОВ ОРГАНИЗМЕННОГО, ПОПУЛЯЦИОННОГО И ВИДОВОГО УРОВНЕЙ И ИХ РЕДУКЦИЯ

Заканчивая рассмотрение основных вопросов НОР на уровне более или менее абстрактных видов и их конкретных состояний в природе – особей и популяций, мы еще раз специально подчеркнем континуальную природу вариации этих объектов.

Все рассмотренные типы популяций или видов – результат прагматического упрощения (редукции) рядов непрерывной изменчивости признака до условно дискретных типов.

В табл. 11 указаны основные направления вариации признаков на уровне индивидуумов, популяций и видов и принципиальные схемы редукции этих непрерывностей до дискретных типов. Не все включенные в нее признаки подробно обсуждались. В частности упрощенно рассматривались показатели репродуктивного усилия или биологические признаки опыления и распространения плодов. Но их содержание достаточно очевидно. Отметим лишь, что в настоящее время тип опыления рассматривается на вероятностной основе [Голубев, Молчанов, 1978; Голубев, Волокитин, 1985а, б]. Насекомо-, ветро-, самоопыление и апомиксис в различных комбинациях могут сочетаться у одних и тех же видов и чередоваться в разные годы.

Таблица 11

Континуумы на уровне организма, популяции, вида и результаты их редукции

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
<i>Организмальный (внутрипопуляционный) уровень</i>		
Возрастной	Постепенное изменение в жизненном цикле	Классы календарного возраста, возрастные состояния растений
Фенологический	Постепенное фенологическое развитие	Фенофазы
Морфологический: по высоте, числу побегов, по весу особей, по типам побегов	Непрерывные ряды вариации растений по морфологическим признакам	Классы растений по разным морфологическим признакам
Репродуктивное усилие: по долям генеративных побегов, а также общей фитомассы, расходуемой на формирование цветков и плодов	Непрерывные ряды вариаций по каждому признаку	Классы по каждому признаку

Таблица 11 (Продолжение)

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Половая структура (для двудомных растений)	Наличие переходных форм	Типы растений идентичной половой организации
Виталитетный	Непрерывные ряды по одному или нескольким ключевым признакам	Классы виталитета особей
Популяционный уровень		
Топографический	Постепенная смена популяций одного ранга на топографических градиентах	Контурные популяций
Размерный: по занимаемому пространству, численности, по плотности, по запасу фитомассы	Непрерывные ряды популяций по каждому признаку	Классы популяций по каждому признаку
Продукционный	Непрерывные ряды популяций по биологической продуктивности	Классы популяций по продуктивности
Возрастной состав	Непрерывные ряды популяций по спектру возрастных состояний растений	Типы популяций по возрастному составу
Способ размещения особей	Наличие переходов между разными типами распределения в пространстве	Типы распределения в пространстве
Половая структура (для двудомных растений)	Наличие популяций с разным соотношением мужских и женских особей	Типы популяций по половому составу
Характер флуктуаций	Наличие популяций с разной амплитудой изменения признаков при многолетних флуктуациях	Типы популяций по характеру флуктуационной изменчивости
Виталитетный	Наличие переходов между популяциями разного виталитета	Типы популяций по виталитету
Генетический	Наличие переходов между популяциями разного генотипического состава	Типы популяций по генотипическому составу
Градиентный	Постепенный переход популяций друг в друга на экологических и ценологических градиентах	Экологические и фитоценологические типы популяций

Таблица 11 (Окончание)

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Сукцессионный	Постепенная трансформация популяций при векторизованных изменениях растительности	Сукцессионные стадии популяций
Видовой уровень		
Морфологический (по ФР и ЖФ)	Индивидуальная морфология видов, непрерывные ряды изменения морфологических признаков, сопряженных или несопряженных с экологическими адаптационными комплексами	Формы роста, жизненные формы
Ареалогический: по широтным, долготным и высотным группам, а также по размеру, форме и типам ареалов	Индивидуальная география видов, непрерывные ряды изменения их ареалов (формы и протяженности по широтным, долготным и высотным градиентам)	Географические элементы и типы ареалов
Экологический	Индивидуальная экология видов	Экологические группы видов
Тип опыления	Наличие видов со смешанным типом опыления	Группы видов по типу опыления
Способ распространения плодов	Наличие видов со смешанным типом распространения плодов	Группы видов по типу распространения плодов
Стратегический	Индивидуальная стратегия видов, наличие вторичных типов и пластичности стратегий	Типы стратегий

Аналогично у одних и тех же видов возможны разные способы распространения плодов и семян. Если сочные плоды черемухи или боярышника не переносятся ветром, то они могут транспортироваться водой, а семена анемо-, гидро-, эпизоо- и автохорных растений сплошь и рядом распространяются эндозоохорным путем, не теряя всхожести при прохождении через пищеварительный тракт животных, питающихся вегетативными частями растений.

Часть 2

**ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
УРОВЕНЬ**

Фитоценоз (растительное сообщество) – это условно однородный (на глаз) контур растительности, прагматическая категория, которая необходима для изучения растительности на всех уровнях [Миркин, 1985; Keddy, 1993]. По этой причине фитоценология – центральный раздел НОР, и, как отмечалось, до некоторого времени в ее рамках развивались экологическая классификация видов, учение о жизненных формах и эколого-фитоценологических стратегиях, популяционная биология растений, проводились исследования инфраценологических образований (комплексов растительных сообществ).

Наряду с термином «фитоценология» употребляется термин «фитосоциология». Практически – это синонимы, хотя второй термин несет семантический оттенок превалирования среди факторов организации сообщества «социального начала», то есть отношений между видами.

Строго говоря, фитосоциология рассматривает растительные сообщества, организованные взаимными отношениями видов, а фитоценология исследует более широкий спектр видовых ансамблей, включая сочетания видов, организованные по преимуществу внешней средой (например, растительные сообщества экстрааридных и арктических пустынь или водных макрофитов, в которых виды слабо взаимодействуют и сосуществуют потому, что вместе и порознь приспособились к экстремальным условиям среды), и сообщества первых стадий зарастания новых субстратов, где состав видов определяется факторами нарушения среды.

Глава 7

РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)

Фитоценоз – это необходимая (прагматическая) категория при изучении растительности, но он условен, так как территориально не обособлен в пространстве, и, кроме того, ассоциирование видов в фитоценоз достаточно слабое и может быть связано с самыми разными причинами. «Дуализм» фитоценоза по сей день порождает споры об оправданности этого понятия [Wilson, Agnew, 1992].

Мы уже говорили об индивидуалистической гипотезе как основе понимания экологии видов и упоминали имена ее авторов – российского ученого Л.Г. Раменского и его американского коллеги Г. Глисона. Теперь, прежде чем перейти к прагматическому (редукционистскому) пониманию растительности как совокупности фитоценозов, мы более подробно познакомимся с содержанием и историей концепции континуума, который порождается индивидуальным характером распределения видов вдоль постепенно меняющихся градиентов среды.

7.1. Концепция континуума

Концепция континуума зародилась в начале прошлого столетия в противовес представлениям о «единицах в растительности», которые отражали инерцию изучения растительности на уровне организма.

До появления этой концепции исследователи находились под влиянием «запечатления» [Мейен, 1977] закономерностей, выявленных при изучении организмов, и подсознательно стремились увидеть на фитоценоотическом уровне организации растительности индивидуумы, подобные растениям, и типологические единицы, подобные видам растений.

В начале XX века при изучении природы растительности господствовали аналогии между сообществами и особями растений, их видами и типами сообществ. В наиболее последовательном варианте это было сформулировано Ф. Клементсом [Clements, 1904] (цит. по [Александрова, 1964]), который определил фитоценоотические системы (он называл их суперорганизмами) как жестко детерминированные однозначными отношениями с условиями среды. В несколько смягченном варианте этот взгляд был характерен для русских фитосоциологов, особенно для С.И. Коржинского и В.Н. Сукачева [Дохман, 1973].

Антитезис «единицам в растительности» был сформулирован в начале столетия независимо в разных странах [Александрова, 1969; Трасс, 1976]: в России [Раменский, 1971], в США (Н. Gleason), в Ита-



Генри Аллан Глизон
(1882–1975)

лии (G. Negri), во Франции (F. Lenoble). Однако итальянский и французский корни концепции континуума оказались достаточно слабыми и не сыграли скольконибудь значительной роли в развитии НОР. Более интенсивно континуализм как методология научного исследования развивался в России и США.

Представления «белых ворон» Г. Глизна и Л.Г. Раменского опередили свое время и были не поняты ни в США, ни в России, что объяснялось не только неподготовленностью научного сообщества к принятию новаторских идей континуалистов, но и с колоссальным авторитетом лидеров «ординарной науки» – Ф. Клементса и В.Н. Сукачева. Прорыв континуализма в НОР произошел уже в 1950–1960-е годы и связан с именами двух выдающихся представителей американской

науки – Дж. Кертиса (1913–1961; см. [John T. Curtis..., 1993]) и Р. Уиттекера (1921–1980). В СССР всплеск интереса к континуализму отмечался примерно на 10 лет позже, чем в США. В конце 1960-х годов, как известно, лидерами континуализма в СССР становятся В.И. Василевич и В.Д. Александрова.

Сегодня континуальный взгляд на природу растительности уже преобладает, хотя изменилось само понимание континуума [McIntosh, 1993].

Главный постулат первых континуалистов – индивидуальность экологии видов и независимость их распределения вдоль градиентов среды – ныне не воспринимается как абсолют с обязательным соответствием этих распределений форме симметричной колоколовидной кривой. Возможны асимметричные кривые [Austin, 1976, 1990], полимодальные распределения; поскольку на какой-то части градиента вид вытесняется более сильным конкурентом [Keddy, 1990], виды могут объединяться в группы в условиях взаимного благоприятствования – так называемая «нуклеация» видов [Yarranton, Morison, 1974].

Тем не менее случаев, когда фитоценозы разделены четкими границами (т.е. происходит «переключение» [Agnew et al., 1993]), достаточно мало. На практике фитоценологу приходится иметь дело именно с постепенным переливанием одного сочетания видов растений в другое. Поскольку на растительность действует сразу много факторов, эта картина оказывается очень сложной, а сам континуум – многомерным.

Р. Маргалеф [Margalef, 1994] подчеркивал, что возможны два варианта континуума: *абсолютный (экоклины)* и *относительный (экотопы)*. Во втором случае постепенные переходы связывают более или менее однородные контуры – фитоценозы, а в первом – никаких однородных частей в пространственном континууме выделить не удастся.

7.2. Факторы организации растительных сообществ

Виды в фитоценозе ассоциированы под влиянием разных факторов, и в разных фитоценозах вклад этих факторов различен.

При широком прагматическом (полимодельном) понимании природы растительного сообщества взаимные отношения между растениями рассматриваются как один из факторов организации видовых ансамблей, роль которого различна в разных типах сообществ.

Фитоценоз автономен условно и является органичной частью экосистемы, на взаимоотношения растений влияют гетеротрофные компоненты-«посредники» – животные, грибы или растения-гетеротрофы из числа паразитов и полупаразитов. На эти взаимоотношения может влиять хозяйственная деятельность человека. Поэтому прежде чем перейти к обсуждению моделей организации растительных сообществ, формирующихся в разных условиях среды, рассмотрим факторы, которые могут участвовать в организации сообществ. Таким образом, синтезу представлений о сообществах предпослел анализ факторов формирования этого феномена природы.

7.2.1. Экотоп. Геоботаническая индикация

Экотоп – это «ниша фитоценоза в ландшафте», его местообитание. Экотоп объединяет занимаемое фитоценозом пространство и ресурсы, используемые для производства биологической продукции.

При любой модели организации фитоценоза экотоп является ведущим фактором, хотя он может быть в значительной мере трансформирован биотическими влияниями растений или нарушениями. Однако даже самая сильная трансформация экотопа в биотоп, например сфагновыми мхами, также имеет границы, определенные факторами абиотической среды. Основной ареал сфагновых болот совпадает с ареалом биома тайги, а их южные форпосты на равнине лежат в лесостепной зоне. Эвритопные R-стратеги, которые формируют сообщества при активных нарушениях, также имеют пределы распространения на климатических градиентах, и их нет ни в зоне пустынь, ни в тундре.

Экологические факторы, формирующие экотоп, были охарактеризованы в разделе 2.1.

Связь растительности и среды (Р–С) позволяет оценивать экологические условия по характеру растительности. В недалеком прошлом это было объектом специального раздела фитоценологии – индикационной геоботаники. Сегодня интерес к этим исследованиям в значительной мере спал, что связано с очевидной переоценкой тесноты связи Р–С. Иллюзия тесной связи Р–С поддерживалась за счет игнорирования статистического аппарата, который был в состоянии проверить достоверность индикации.

Сегодня уже вполне очевидно, что если исключить экстремальные условия (пустыни, выходы скал, солончаки, антропогенные местообитания с высоким уровнем загрязнения токсичными для растений веществами), уровень связи Р–С довольно низкий и соответственно низка

разрешающая способность геоботанической индикации. Это объясняется формированием «биологически равноценных местообитаний», то есть экотопов со сходной растительностью в различных условиях за счет нивелирующего действия ведущих факторов комплексных градиентов, достаточно широких пределов толерантности видов и типов сообществ на градиентах среды.

Свой вклад в «размазывание» связей Р–С вносит и переменность режимов среды: колебание увлажнения и засоления почвы, ее обеспеченности нитратами и т.д. При этом, как подчеркнул К.А. Куркин [1976], возможны компенсаторные эффекты: при уменьшении увлажнения почвы, например, повышается содержание нитратов, а при высокой обеспеченности азотом растения более засухоустойчивы и продуктивны.

Сегодня можно говорить лишь о двух подходах в индикационной геоботанике:

оценка среды с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского [Раменский и др., 1956], Х. Элленберга [Ellenberg, 1979], Е. Ландольта [Landolt, 1979] и др.;

сининдикация – оценка условий среды на основе синтаксономической принадлежности сообщества к ассоциации, субассоциации, союзу и т.д. (см. раздел 10.2.3 [Корженевский, 1992; Dierschke, 1994]).

Использование экологических шкал позволяет получить ранговые оценки экологических факторов, причем количество рангов достаточно ограничено. В популярных на Западе шкалах Элленберга и Ландольта даже в условиях наиболее протяженных градиентов число ступеней не превышает 10. У Л.Г. Раменского, как отмечалось в разделе 2.2.2, число градаций значительно больше.

Наиболее надежную характеристику среды могут дать только прямые измерения ее параметров (содержание и химический состав солей в почве, ее обеспеченность ЭМП, многократное определение влажности разных горизонтов почвы и т.д.). Однако часто такие измерения оказываются чрезмерно трудоемкими.

7.2.2. Взаимоотношения растений в сообществе

Если исключить паразитизм и полупаразитизм, то все взаимоотношения растений сводятся к многообразным, но неравнозначным горизонтальным отношениям организмов одного трофического уровня [Онипченко, 2013].

Главными типами горизонтальных отношений являются конкуренция (см. раздел 4.1.1) и неконкурентное средообразование (биотическая трансформация экотопа). Остальные типы отношений – положительные влияния и особенно аллелопатия – играют меньшую роль.

Биотическая трансформация экотопа

В результате жизнедеятельности растений, входящих в состав фитоценоза, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп транс-

формируется в биотоп. Такая трансформация возможна в разных пространственных шкалах как в мезомасштабе для экотопа всего фитоценоза (и даже для многих фитоценозов, объединенных континуумом), так и в микромасштабе на уровне так называемых фитогенных полей [Уранов, 1965].

Фитогенное поле означает сферу влияния одного растения на окружающую его среду и соответственно на занимающие эту среду растения. Растение может по-разному воздействовать на среду: через затенение, иссушение, уменьшение концентрации ЭМП или ее увеличение, например азота за счет биотической азотфиксации бактериями, которые связаны с бобовыми.

В.С. Ипатов [1966], описав фитогенное поле единичных особей ели, показал, что при удалении от ствола меняется целый комплекс экологических факторов: освещенность, толщина подстилки, pH почвы. При этом разные факторы по-разному влияют на разные виды: элиминация вереска происходит в результате затенения; брусники, черники, зеленых мхов – дефицита света и влаги; кроме того, зеленые мхи также чутко реагируют на количество опада ели.

Радиус фитогенного поля может меняться от нескольких сантиметров (у трав) до нескольких метров (у деревьев), причем, при изучении растительности плато Путорана [Структура..., 1995] было установлено, что даже один вид растений в разных частях своего ареала формирует фитогенные поля разного размера: большие в области эколого-фитоценотического оптимума и меньшие в периферической части распределения вида по градиентам условий среды.

Кроме шкалирования эффекта биотической трансформации очень важен учет глубины преобразования экотопа. По аналогии с известной классификацией признаков почв по их консервативности, которая была предложена В.О. Таргульяном и И.А. Соколовым [1978], можно различать два типа биотической трансформации: «момент» и «память».

При поверхностном биотическом преобразовании экотопа типа «момент» его результаты исчезают одновременно с гибелью трансформирующих экотоп растений. Этот вариант трансформации проявляется в изменении напряженности режимов прямодействующих факторов, например освещенности вокруг дерева. Его может спровоцировать и конкуренция за почвенные ресурсы или свет.

Биотические преобразования экотопа типа «память» сохраняются после гибели преобразователей. Эти преобразования наблюдаются при выщелачивании почв, увеличении слоя почвы на скальной поверхности, нарастании мощности торфяной залежи или сапропеля и т.д.

Роль неконкурентного средообразования растений подробно проанализировал Т.А. Работнов [1992, 1998]. При взаимном средообразовании возможны как асимметричные отношения, когда изменения растениями среды неодинаково влияют на них, так и симметричные, когда последствия изменения среды примерно одинаковы. Изменения условий среды могут происходить в лучшую и в худшую стороны.

Классический пример *взаимного отрицательного средообразования* – отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте [Malmer et al., 1994]. Между сфагновыми мхами, которые отличаются бесконечным ростом вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne caliculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustre*), *Pinus sylvestris* и некоторыми осоками – складываются отношения антагонизма без конкуренции, которые позволяют сохранить экологическое равновесие.

Сфагновые мхи, быстро повышая уровень поверхности болота, ухудшают условия воздушного питания цветковых растений, хотя эти растения и обладают специальной защитной системой перемещения корневищ и корней как вверх, так и к участкам болота, где нарастание его поверхности происходит не столь быстро. В свою очередь цветковые, иссушая верхний слой торфа и затеняя мхи опадом листьев, замедляют их рост. Таким образом, между сфагновыми мхами и цветковыми устанавливается экологическое равновесие «умеренного взаимогнетения». Количество опада цветковых не бывает большим, так как их рост сдерживается сфагновыми мхами. А у сосны формируются особые пациентные карликовые формы (*Pinus sylvestris* forma *pumila* Abolin, см. раздел 4.2.2).

Рост цветковых сдерживается также очень медленной минерализацией сфагнового торфа, который и без того отличается крайней бедностью ЭМП, кислой реакцией и низкими температурами в горизонте расположения основной массы корней ввиду теплоизоляционных свойств верхнего слоя торфа и густого мохостоя. Таким образом, угнетая цветковые растения, но не настолько, чтобы вытеснить их с болота, сфагновые мхи тем самым защищают себя от их пагубного влияния. Скорость роста мхов при этом не превышает того порогового значения, когда они смогут существенно помешать росту цветковых растений.

Примером *одностороннего отрицательного средообразования* является влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного яруса. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев происходит обеднение почв вследствие образования кислот, способствующих вымыванию ЭМП в глубь почвенного слоя. Особенно активно этот процесс происходит в таежном лесу под пологом густых елей, так как ель – сильный эдификатор. Виды с высокой пациентностью, участвующие в напочвенном покрове, компенсируют пагубность этого влияния и обеспечивают экологическое равновесие в таком лесу.

Примером *одностороннего положительного средообразования* является улучшение условий увлажнения («гидравлический лифт» [Онипченко, 2013]). В условиях пустынь глубоко укореняющиеся растения поднимают воду в приповерхностные слои, где этой водой могут пользоваться растения с неглубокой корневой системой. Причем растения с фотосинтезом C_4 выделяют воду в почву в ночные часы, а сук-

куленты с фотосинтезом САМ* – в дневные. В настоящее время установлено более 90 видов растений, которые способны осуществлять «гидравлический лифт». Приводятся данные о том, что взрослое дерево клена сахарного (*Acer saccharum*) каждую ночь поставляет в верхние горизонты почвы 100 л воды, а акация зонтичная (*Acacia tortilis*) поднимает за ночь от 70 до 235 л воды.

Еще один пример улучшения условий жизни одним видом растений для другого – обогащение почвы азотом бобовыми, которые симбиотически связаны с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами. К этому же типу взаимоотношений относятся и некоторые случаи влияния растений-«нянь».

Положительные взаимодействия

Положительное влияние растений друг на друга или хотя бы одного из них менее значимо в фитоценозе, чем конкуренция, но достаточно распространено в природе, и в последнее время изучению «взаимопомощи» растений уделяется большое внимание [Злобин, 1994; Онопченко, 2013].

Рассмотрим несколько наиболее распространенных вариантов положительного влияния.

Эффект группы растений одного вида проявляется на первых стадиях развития, когда уровень конкуренции между особями невелик, и сообитание ускоряет формирование микоризы и ризосферы растений. С возрастом конкуренция усиливается, и проявляется так называемый «эффект корыта» – особи, расположенные в центре группы, развиваются хуже [Титов, 1978].

Имеются данные и о более тонких механизмах взаимного благоприятствования растений, в том числе и о «разговаривающих растениях» [Баркман, 1989], когда поедаемые фитофагами растения выделяют сигнальные вещества (фенолы), которые способствуют выработке репеллентов у других особей растений, что снижает их поедаемость.

Наличие обоюдного благоприятствования у растений разных видов с синергическим эффектом – достаточно гипотетический вариант взаимных отношений, хотя в принципе он, видимо, возможен. Чаще режим благоприятствования носит односторонний характер, то есть создается одним видом растений для другого, что носит название *эффекта растения-«няни»*.

Работы о растениях-«нянях» многочисленны. Описаны «няни» в условиях пустыни, широколиственных лесов, саванны и даже лугов. Этот эффект, как правило, проявляется на ранних этапах жизни растения,

* Экологический ряд типов фотосинтеза по отношению к фактору увлажнения включает три типа: С₃ (растения-мезофиты, хорошо обеспеченные водой), С₄ (степные ксерофиты), САМ (ксерофиты-суккуленты, которые для экономии воды открывают устьица только в ночное время, когда поглощают углекислый газ; фотосинтезируют они днем при закрытых устьицах).

развитию которого способствует «няня». После определенного уровня взросления отношения подопечного и его «няни» либо сменяются конкуренцией, либо, в лучшем случае, остаются нейтральными, если виды имеют разные ниши. В луговых травостоях при отсутствии нарушений (т.е. без специальных регенерационных ниш) взрослые растения благоприятствуют развитию всходов [van der Maarel, Sykes, 1993; van der Maarel et al., 1995]. Еще чаще такого рода отношения складываются в лесу (роль «нянь» для ели играют виды из родов *Betula*, *Alnus*, *Salix*).

Наиболее интересные результаты были получены в Мексике при изучении отношений кактусов с представителями других семейств (в первую очередь из *Lamiaceae* и *Asteraceae* [Valiente-Banuet et al., 1991a, b]). Молодые кактусы страдают от прямого солнечного света. Они обладают фотосинтезом типа САМ (кислый метаболизм суккулентов), который происходит днем при закрытых устьицах за счет захваченного ими за ночь углекислого газа. В результате кактусы, защищаясь от дневного испарения воды, сильно перегреваются. Поэтому молодые кактусы могут развиваться только под защитой засухоустойчивых кустарников-«нянь». В этом случае не формируется никаких устойчивых межвидовых коадаптаций: у верхней границы распространения кактусов на градиенте «равнина – горы», где климат не столь жаркий, кактусы уже не нуждаются в услугах «нянь».

Благоприятные отношения между видами могут складываться и при участии растений-посредников (т.е. при трансбиотических взаимоотношениях). Так, при эксперименте с обрезкой корней деревьев В.Г. Карпов [1969] установил, что ель влияет на мхи (*Pleurozium schreberi* и др.) через посредника – кислицу (*Oxalis acetosella*). Когда обрубались корни ели и кислица получала возможность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из фитоценоза. В то же время в еловом лесу, где корни не обрезались (на контроле) разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое почвы, что и у кислицы. Таким образом, ель является фактором благоприятствования развитию мхов через подавление их конкурента – кислицы. Кроме того, ель благоприятно влияет на мхи вследствие выщелачивания почвы, так как боровые мхи ацидофильны.

Аналогично дуб влияет через сныть на эфемероиды (виды родов *Anemone*, *Corydalis*, *Scilla* [Горышина, 1969, 1975]): в период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они, меняя освещенность, влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на освещенных участках леса, где ее меньше затенял дуб, она подавляет эфемероиды. Таким образом, трансбиотически дуб способствует развитию эфемероидов.

Ю.А. Злобин к разряду положительных взаимоотношений между растениями относит облегчение перекрестного опыления у растений, агрегированных в группы, передачу внутри клонов ЭМП от развитых растений к молодым, расположенным у периферии.

Значимость положительных взаимоотношений между компонентами растительного сообщества тем выше, чем сильнее они нарушаются, так как в процессе восстановления сообщества уровень конкуренции невысок и могут проявляться как эффекты «нянь», так и преимущества «коллективного» восстановления ризосфер.

Аллелопатия

Термин «аллелопатия» предложил Г. Молиш [Molisch, 1937]. Большую роль в распространении этого термина сыграла монография Г. Грюммера [1957], переведенная на русский язык.

Аллелопатия – это взаимное влияние растений друг на друга через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ).

Изучению аллелопатии посвящено много исследований за рубежом: работы школ Э. Райса (E. Rice), Г. Муллера (H. Muller), А.М. Гродзинского (Украина), но ее роль в организации фитоценозов до сих пор не ясна.

Аллелопатические эффекты очень наглядно проявляются в экспериментах, проводимых в замкнутых экологических средах – «микроскомах»: чашках Петри, под стеклянными колпаками, в вегетационных сосудах с использованием концентрированных вытяжек из растений или смывов с них. По мнению Т.А. Работнова, в природных фитоценозах аллелопатия не играет существенной роли, так как там нет условий для накопления аллелопатических веществ (большинство из них являются летучими терпенами или фенольными соединениями [Харбон, 1985]). Их концентрация постоянно понижается ветром, водой, микроорганизмами. Кроме того, в естественных условиях крайне сложно отделить аллелопатические взаимовлияния растений от конкуренции [Работнов, 1998; Миркин, Усманов, 1991].

Таким образом, сегодня нет однозначного ответа на вопрос о том, каков вклад аллелопатии в организацию фитоценозов. По-видимому, в разных ситуациях он различен. Работнов отмечает, что аллелопатические взаимодействия могут быть существенными между интродуцированными растениями и растениями местной флоры. Этой же точки зрения придерживается В.Г. Онипченко [2011, с. 119]: «Аллелопатия ярко проявляется лишь в случае эволюционно несопряженных видов растений». Он пишет, что в посадках эвкалиптов в Средиземноморье и Калифорнии отмечается крайне обедненный травяной покров вследствие влияния фенольных выделений из опада листьев дерева. В то же время на родине в Австралии эвкалиптовые леса входят в число самых богатовидовых растительных сообществ мира. Такова же ситуация с грецким орехом (*Juglans fallax*), ингибирующее влияние которого на прочие виды растений было известно со времен Плиния Старшего. По современным данным, в листьях ореха содержится гидроюглон, который разлагается в почве до юглона, обладающего сильным аллелопатическим воздействием. Однако в местах естественного произрастания грецкого ореха, например в орехоплодных лесах Южной Киргизии, травяной покров хорошо развит.

Известны аллелопатические взаимодействия между корнями растений, в результате которых корни равномерно распределяются в объеме почвы и практически не сталкиваются друг с другом. Роль сигнала «занято» могут выполнять выделяющиеся из корней в почву органические кислоты (но возможно, что эту роль играют электрические сигналы).

А.М. Гродзинский и его ученики пытались объяснять аллелопатическим эффектом почвоутомление (снижение урожая при длительном выращивании на почве одной и той же культуры). Однако кроме накопления токсичных веществ, то есть аллелопатии, почвоутомление вызывается увеличением в почве количества патогенных микроорганизмов, потерей плодородия почвы вследствие выноса монокультурой одних и тех же веществ, разрушением структуры почвы и т.д. [Работнов, 1992].

По-видимому, во многих типах сообществ, особенно в лесах, весьма важны аллелопатические выделения при разложении мертвого органического вещества. В частности, накопилось немало данных о влиянии подстилки на возобновление деревьев [Работнов, 1998].

Влияние лиан и эпифитов

Вопрос о влиянии на «растение-хозяина» эпифитов и лиан, которые не используют растение-подпорку или растение, на котором они нашли пристанище, в качестве источника питания, специально рассмотрен Т.А. Работновым [1998] и В.Г. Онопченко [2013]. Влияние этих «не-трофических полупаразитов» может быть существенным, поскольку лианы представлены широкой гаммой растений – от сравнительно слабых, которые практически не воздействуют на растение-подпорку, до сильных, таких как лианы-душители.

Есть основание полагать, что отношения эпифитов и давших им пристанище растений-хозяев не всегда безобидны. Они могут быть нейтральными, отрицательными (эпифиты могут ускорять разрушение коры) и положительными (в продуктах жизнедеятельности гумусных эпифитов могут формироваться придаточные корни растения-хозяина).

Безусловно, в целом роль лиан и эпифитов в организации растительных сообществ невелика.

Вертикальные (трофические) взаимоотношения растений

Вертикальные (т.е. между организмами разных трофических уровней) взаимоотношения растений в фитоценозе представлены отношениями между автотрофными и паразитными и полупаразитными растениями.

В экосистемах умеренной полосы наиболее распространены полупаразиты (их много в семействе Scrophulariaceae), которые, осуществляя нормальный фотосинтез, заимствуют у растений-хозяев в основном воду и ЭМП и, возможно, некоторое количество органических веществ. Полные паразиты в естественных сообществах распространены реже, они не имеют хлорофилла и, являясь гетеротрофами, питаются за счет

растений-хозяев. Паразитами представлены семейства Orobanchaceae и Cuscutaceae.

Полупаразиты могут паразитировать на разных видах растений-хозяев, паразиты специфичны в выборе хозяина. Все паразитные растения действуют на растение-хозяина угнетающе.

В естественных фитоценозах паразитные растения большой роли не играют, хотя в некоторых случаях они регулируют плотность ценопопуляций автотрофных видов (например, в пустынях такую роль для представителей рода *Haloxylon*, которые слабо поедаются фитофагами, играют представители рода *Cistanche*). Более опасны паразитные растения для посевов – виды родов *Cuscuta* и *Orobanche* являются злостными сорняками многих культур.

Полупаразитные растения из семейства Scrophulariaceae в естественных луговых сообществах поддерживают видовое разнообразие, так как подавляют доминанты, что способствует увеличению числа ценоотически слабых видов. Однако продуктивность сообществ при этом падает. Это объясняет снижение урожая лугов лесной зоны при массовом развитии видов рода *Rhinanthus*.

7.2.3. Влияние на взаимоотношения между растениями гетеротрофных компонентов экосистем

Состав и структура растительных сообществ формируются под влиянием не только характера экотопа и взаимоотношений растений друг с другом, но и всей гетеротрофной биоты экосистемы, частью которой является фитоценоз.

Животные

В формировании любого растительного сообщества животные играют важную роль, так как участвуют в репродуктивном процессе зоофильных (опыляющихся животными) видов; распространяют семена видов-зоохоров; отчуждая фитомассу, делают крону растений более ажурной и таким образом повышают интенсивность фотосинтеза; обеспечивают круговорот ЭМП, усваиваемых растениями из почвы. Для некоторых сообществ, особенно степных и пустынных, важную роль играют землерои (как правило, млекопитающие), которые способствуют появлению в сообществах «окон» (пороев), заселяемых эксплерентами.

В естественных экосистемах между животными и растениями устанавливается равновесие (с возможными временными колебаниями численности и биомассы растений и животных). Это равновесие может нарушаться при влиянии на экосистемы человека.

В саваннах или степях на взаимоотношения и исход конкуренции растений существенное влияние оказывают крупные фитофаги [Мордкович, 2014]. Так, распространение ковылей (р. *Stipa*) связано с их устойчивостью к поеданию крупными фитофагами. В настоящее время из-за перевыпаса скота в степных пастбищах в конкуренции побеждают малопоедаемые мелкие полыни (*Artemisia*), а в луговых травосто-

ях – пастбищное низкотравье (*Plantago*, *Taraxacum* и др.). При саванноидной растительности выпас домашних животных уменьшает долю лесного компонента [Pettit et al., 1995] и может резко повышать участие однолетников [Hobbs, Monney, 1995].

Благодаря коадаптации организмов разных трофических уровней хорошо поедаемое растение не проигрывает в конкуренции малопоедаемому. В саваннах, где обитают крупные фитофаги (антилопы, жирафы, зебры и др.), хорошо поедаемые растения имеют высокую скорость отрастания [McNaughton, 1983, 1992] и быстро восстанавливаются. Медленно растущие растения-пациенты защищены от фитофагов колючками, жестким опушением, горьким вкусом и т.д.

Кроме токсинов (ядовитых веществ, подобных цианидам) существует особая группа веществ, так называемых детеррентов, понижающих питательную ценность и усвояемость растений фитофагами [Онипченко, 2013]. К ним относятся, например, танины, терпены, каучуки [Харборн, 1985]. Снижают питательную ценность фитомассы также целлюлоза и лигнин. Целлюлозные оболочки, в частности, защищают растения от насекомых-фитофагов.

У некоторых видов растений важную роль в уменьшении поедаемости играют отпугивающие вещества – репелленты.

Много примеров механизмов формирования экологического равновесия между жертвами-растениями и хищниками-фитофагами приводит И.В. Стебаев [Стебаев и др., 1993]. У некоторых растений, например картофеля, после поедания их частей фитофагами повышается концентрация защищающих веществ. При этом сигнал «меня едят» может вызывать усиление образования веществ, сдерживающих поедание, у тех растений, которые еще не подверглись нападению фитофагов.

Подчеркивая глубокую связь между растениями и фитофагами, формирующими экологическое равновесие, Стебаев пишет, что «виды растений и животных двигаются в эволюции подобно флотам, технически соревнующимся в мощности брони и артиллерии, избегая при этом губительных генеральных сражений» [Стебаев и др., 1993, с. 172]. Отношения между растениями и фитофагами при этом носят характер коллективных («диффузных») коадаптаций [Жерихин, 1994]. Такие коадаптации обеспечивают возможность быстрого переключения фитофагов с питания одним видом на питание другим, что способствует гибкому регулированию состава растительных сообществ.

Наконец, в отношениях «растения – фитофаг», так же как и в отношениях между растениями, может участвовать посредник. Установлено, к примеру, что поврежденные гусеницами бабочек-совок растения могут выделять в окружающую среду сигнальные вещества, которые привлекают паразитоидов, питающихся этими видами-фитофагами. Более того, растения выделяют разные сигнальные вещества для привлечения разных паразитоидов в зависимости от того, какой вид фитофага вызвал повреждение.

В то же время фитофаги могут вызывать флуктуации (с повышением роли однолетников или корневищных видов) и сукцессии в естест-

венных экосистемах (см. раздел 8.3.2) даже при отсутствии выпаса домашних животных. Так, в Финляндии увеличение числа диких оленей со 100 до 280 тысяч (1900–1992 гг.) привело к уменьшению роли лишайников и усилению замоховелости за счет распространения *Pleurozium* и *Dicranum*. Разрушение лишайникового покрова меняет режим увлажнения почвы, что способствует ее дальнейшему иссушению [Väre, 1996]. В Японии описана смена сосняков из *Pinus densiflora* вторичными дубняками из *Quercus serrata* под влиянием заражения сосны нематодой *Bursaphelenchus xylophilus*. Весьма интересно, что при влиянии пожаров смены сосны дубом не происходит и нематода вызывает циклическую зоогенную сукцессию [Fujihara, 1996].

Таким образом, в естественных экосистемах растения адаптированы к влиянию фитофагов, которые не нарушают ни взаимоотношений растений друг с другом, ни экологического равновесия экосистем. Описанные ранее примеры победы в конкурентных отношениях малопоедаемых растений на пастбищах – следствие вмешательства человека, при котором большое количество скота или диких промысловых животных одного вида и возраста отчуждает растительную массу сверх норматива, сложившегося в естественных экосистемах.

Достаточно многочисленны факты влияния растений друг на друга через насекомых. Так, сорные растения, которые привлекают хищных насекомых, могут положительно влиять на культурные растения, защищая их таким образом от нападения фитофагов и улучшая жизненное состояние и продуктивность (разумеется, если плотность сорных растений не высока и этот положительный эффект не перекрывается конкуренцией за ресурсы).

Эти механизмы составляют основу формирования так называемой системы полезных симбиотических связей [Сельскохозяйственные экосистемы, 1987]. Повышение биологического разнообразия стимулирует в агроэкосистеме формирование системы обратных связей, которая может регулировать отношения культурных растений, сорняков, фитофагов и зоофагов. Поскольку возможности повышения биологического разнообразия в сеgetальном сообществе ограничены, большая роль отводится окраинам полей [Bunce et al., 1994; Field margins..., 1994]. При уменьшении размера полей рудеральные, луговые растения, кустарники и даже деревья могут через посредников – насекомых-фитофагов и птиц – благотворно влиять на культурные растения, повышая их продуктивность и виолентность, что важно для установления баланса между культурой и популяциями сорных растений.

Возможен вариант биометода защиты растений путем включения в состав агроценоза вида, не поедаемого фитофагом. Так, выращивание картофеля совместно с *Solanum nigrum* резко уменьшает вред колорадского жука: самки откладывают яйца на паслен, но личинки его не едят и погибают.

Микоризные грибы

В сообществах высших растений большую роль играют микоризные грибы, так как большинство сосудистых растений микосимбиотрофы

[Clay, 1990; Работнов, 1992; Franeis, Read, 1994; Онипченко, 2013]. Микоризные грибы обеспечивают растения ЭМП, в первую очередь фосфором, улучшают снабжение водой и повышают устойчивость корней против патогенов.

Следует заметить, что увеличение всасывающей поверхности корней за счет микоризы «выгоднее» непосредственного роста корневой поверхности. На создание единицы поверхности мицелия затрачивается энергии несравненно меньше, чем на формирования такой же по площади поверхности корней: энергетические затраты на построение одного сантиметра корня в тысячу раз больше, чем на построения одного сантиметра гифов микоризного гриба.

Микоризные грибы могут способствовать развитию одних видов растений и подавлять другие, вызывая изменения видового состава сообществ, то есть сукцессии.

Однолетники-эксплеренты из семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, которые дают вспышки обилия в условиях нарушений и богатых нитратами почв, лишены микориз. Нет микоризы также у растений из семейств Superaceae и Juncaceae. Более того, эксперименты показывают, что безмикоризные растения ингибируются не только микоризными грибами, но даже вытяжками из почв, на которых росли растения, инфицированные этими грибами. Видимо, в условиях богатого обеспечения почвенными ресурсами и низкой конкуренции нецелесообразно затрачивать энергию на содержание «обслуживающего персонала» для растений, поскольку они могут решать вопросы минерального питания без дорогостоящих посредников.

В свою очередь микоризные грибы плохо переносят нарушения, и поэтому микоризы многолетников являются одновременно индикаторами ухудшения условий обеспечения азотом, снижения интенсивности нарушений и являются одной из причин вытеснения рудералов, не имеющих микоризы. Это яркий пример трансбиотических отношений между растениями: многолетники влияют на однолетники не только в результате прямой конкуренции, но и через посредника – микоризный гриб.

Развитие многолетних травяных видов, напротив, стимулируется вытяжками из субстрата, где растения были инфицированы микоризными грибами. Для растений более бедных почв «посредники», улучшающие обеспечение ЭМП (в первую очередь фосфором), уже необходимы. В таких сообществах «обслуживающий персонал» невидоспецифичен и представлен грибами, которые формируют везикулярно-арбускулярные микоризы (VA). При этом градиент от растений, которые не имеют микоризы, до типичных микосимбиотрофов достаточно плавный. Более того, инфицирование микоризными грибами в различной степени усиливает конкурентную способность разных видов многолетников. Так, в смешанном посеве из *Lolium perenne* и *Holcus lanatus* при инокуляции грибами, формирующими VA-микоризу, конкурентная способность первого вида уменьшалась, а второго – увеличивалась. Аналогично инокуляция уменьшала конкурентную способность *Koeleria pyramidata* по сравнению с *Andropogon gerardii*. Кроме

того, у большинства многолетних трав инокуляция повышает и семенную продуктивность, и содержание в семенах ЭМП (особенно фосфора). Наиболее эффективно микоризные грибы воздействует именно на доминанты сообществ.

В лесных экосистемах доминанты-деревья связаны уже с эктотрофными микоризообразователями, которые в большинстве своем видоспецифичны. Смена микоризообразователей обуславливается в первую очередь обеспеченностью азотом (отношением C:N): при наличии мощно развитой подстилки, богатой органическим веществом, более энергетически дорогая VA-микориза, формирующаяся у корней трав на более бедных минеральных почвах, становится «недозволительной роскошью». У эктомикоризных растений, основными мутуалами которых являются базидиомицеты, уменьшается и насыщенность почвы корнями, что компенсируется увеличением длины гифов грибов (она может превышать длину корней в 10^5 раз!).

Весьма интересно, что при улучшении условий минерального питания (внесение удобрений на лугах) типичные микосимбиотрофы «отказываются» от микоризы [Работнов, 1992, 1998] и переходят к тому же типу прямого минерального питания без гриба-посредника, что и растения-рудералы. При повышении богатства почвы видовое разнообразие грибов резко снижается даже в сосновых лесах [Вааг, 1996]. Это не удивительно, так как затраты энергии на микоризу у растений могут достигать 1/3 и даже 1/2 всех продуктов фотосинтеза, который они осуществляют. При этом чем быстрее растение растет, тем больше веществ оно тратит на содержание микоризы, которая должна обеспечивать его водой и ЭМП.

Поскольку микоризы могут быть видоспецифичными, Т.А. Работнов [1998] подчеркивал важность инокуляции интродуцированных растений «своими» грибами.

В то же время в некоторых случаях один гриб может формировать микоризу у нескольких растений как одного вида, так и разных видов, причем по «гифопроводам» ЭМП могут перекачиваться из одного растения в другое. Таким образом формируются микоризные сети. Впрочем, за редким исключением (например, у подбельника, который паразитирует на растении-хозяине через посредника – микоризный гриб) количество веществ, передаваемых через «гифопроводы», не бывает большим [Работнов, 1998; Опишченко, 2013].

Грибы могут взаимодействовать с бактериями-азотфиксаторами, поставляя им фосфор. Но при этом жизнь клубеньковых бактерий сокращается, что ускоряет поступление азота в почвенный раствор. Таким образом, микоризные грибы как участники цикла азота интенсифицируют и ускоряют этот процесс.

По своей роли к микоризным грибам близки *грибы-эндофиты*, которые, обитая внутри растений, не вызывают у них явных патологических изменений и защищают от фитофагов и паразитов, синтезируя вещества. Чаще всего эндофитами являются аскомицеты. Поскольку токсины эндофитов, уменьшающие поедаемость растений насекомыми и млекопитающими, различны, есть принципиальная возможность се-

лекции эндофитных грибов, синтезирующих вещества, токсичные для насекомых, но нетоксичные для скота.

Бактерии-симбиотрофы

Бактерии-симбиотрофы из числа азотфиксаторов (в первую очередь из рода *Rhizobium*) оказывают меньшее влияние на взаимоотношения растений, чем микоризные грибы, но в ряде случаев их роль достаточно существенна.

Симбиоз с азотфиксаторами требует от бобового растения значительных затрат энергии, в среднем 10% продуктов фотосинтеза (иногда до 30%). Этим объясняется более низкий (примерно в 2 раза) урожай зернобобовых культур по сравнению с зерновыми злаками. Тем не менее в целом азотфиксация за счет симбиоза обходится дешевле, чем азот ассоциативных свободноживущих бактерий-азотфиксаторов (соответственно 5–7 и 50–100 г углеводов на 1 г азота).

Освоение бедных азотом субстратов – лавовых потоков, поверхностей отвалов пустой породы при горных разработках, отложений аллювия вдоль речного русла – начинают бобовые растения, симбиотически связанные с бактериями-азотфиксаторами и потому более конкурентноспособные в этих условиях, чем граминоиды (злаки и осоки).

Бобовые-терофиты могут быть основными ценозообразователями на первых стадиях восстановления растительности после пожаров [Kazanis, Arianoutsou, 1996]. Улучшая условия среды, они способствуют появлению других видов, которые симбиотически не связаны с бактериями-азотфиксаторами (эта смена видов представляет модель благоприятствования автогенной сукцессии; см. раздел 9.3.1).

Однако бобовые растения теплолюбивы и потому в условиях Крайнего Севера имеют низкую конкурентную способность. Здесь субстрат обогащается азотом за счет жизнедеятельности ассоциативных форм азотфиксаторов. Особенно большую роль играют свободноживущие цианобактерии [Chapin et al., 1994]. Пионерами сукцессии в таких условиях являются осоки, злаки и разнотравье.

В сообществах развитых стадий сукцессии роль бобовых уменьшается, и растения обеспечиваются азотом в основном за счет ассоциативной азотфиксации (бактерий ризосферы), которая может достигать 200 кг/га азота в год. Это полностью удовлетворяет потребности экосистемы в азоте и обеспечивает равновесность его цикла. Ситуация меняется при разрушении естественной экосистемы и замене ее на агроэкосистему, где ассоциативная азотфиксация не может превысить 40 кг/га азота в год, этого недостаточно для поддержания баланса азота в продуктивной экосистеме. Постоянный вынос веществ с урожаем можно компенсировать применением минеральных удобрений или опять-таки, как и на первых стадиях первичной сукцессии, посевом бобовых трав.

Замена энергетически дорогого и экологически грязного «промышленного» азота на экологически чистый биологический азот, фиксируемый бактериями-симбиотрофами, – одно из магистральных направлений экологизации сельского хозяйства [Кант, 1988].

Для растений некоторых других семейств важную роль могут играть симбиотические связи с другой группой прокариотов – актиномицетами (в особенности из рода *Frankia*). Такой симбиоз – формирование *актиноризы* – характерен для родов *Alnus*, *Hippophae*, *Elaeagnus*, *Dryas* и др.

Актиномицеты живут в клубеньках на корнях растений, но если у бобовых клубеньки однолетние, то клубеньки с франкией – многолетние.

С мхами и папоротниками, в том числе с водным папоротником *Azolla*, и с саговниками связаны цианобактерии. Азолла, симбиотически связанная с *Anabaena*, как удобрение используется в практике рисосеяния Китая и Вьетнама.

Паразитические организмы

Паразитические организмы (вирусы, бактерии, грибы, простейшие, нематоды, насекомые, растения) – важные посредники, часто определяющие исход конкуренции сосудистых растений. Они могут настолько ослабить растение, что под влиянием здоровых конкурентов оно погибнет. Так, из пойменных лесов Средней России из-за голландской болезни, которую вызывает патогенный гриб *Ceratocystis ulmi*, исчез вяз. Конкурентную способность липы или дуба может ослабить опенок, поселившийся на их корнях.

В начале XX века в США вместе с интродуцированным каштаном *Castanea chinensis* из Китая был завезен паразитический гриб *Endonthia parasitica*, который за 50 лет практически уничтожил американский зубчатый каштан *Castanea dentata* – широко распространенный доминант широколиственных лесов США. Гибель каштана ускорилась тем, что ослабленные паразитом растения проигрывали в конкуренции с другими доминантами лесов – дубами, кариями и др. В результате этой самой крупной ботанической катастрофы погибло 3,5 млрд деревьев [Elliott, Swank, 2008]. Патогенные грибы могут обеднить генотипический состав популяций. Так, гриб *Melampsora epitea* резко снизил долю участия в популяциях *Salix viminalis* одного из генотипов [Verwijst, 1993].

Уникальные данные о последствиях распространения вируса коровьей чумы (rinderpest) в саваннах Африки приводит С. Макнаугтон [McNaughton, 1992]. Под влиянием этого вируса, который первоначально вызывал болезнь у домашнего скота, а затем поразил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась нагрузка фитофагов на растительность саванны и в первую очередь – на ее древесно-кустарниковый компонент. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что усилило последствия пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологом стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара. Ситуация изменилась только в 1970-е годы, когда удалось снять влияние на экосистемы вируса коровьей чумы, вылечив от болезни домашний скот, поставлявший паразита популяциям диких животных через выделения слюны на пастбищах, где их выпас чередовался. Восстановились плот-

ность популяций веткоядных (броузеров) и баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны.

В этом случае мы имеем наиболее сложный вариант трасбиотического регулирования взаимоотношений растений несколькими взаимодействующими посредниками (фитофаги, вирус, пожар).

В средней полосе России паразитизм среди растений – явление сравнительно редкое (два рода – *Orobanche* и *Cuscuta*). Гораздо шире распространены полупаразиты (из семейства *Scrophulariaceae*), которые, подавляя рост растений-хозяев из числа доминантов, могут повышать число видов в сообществе.

К паразитам близки так называемые сапротрофные (микогетеротрофные) растения, число которых приближается к 400 видам из 87 родов. Эти растения питаются за счет автотрофного растения-хозяина, используя в качестве посредника гриб. Такой вид сосуществования называется паразитизмом с посредником (в средней полосе России – *Lathraea*, *Neottia*, *Monotropa*, *Corallorhiza*).

7.2.4. Роль нарушений

Нарушающими можно считать только экстраординарные факторы, более или менее неожиданное воздействие которых на сообщества вызывает его частичное или полное разрушение. Фактор нарушений (в вариантах прерывистого или непрерывного изменения фактора, т.е. «puls» или «press» [Bender et al., 1984]) играет большую роль при формировании растительности, особенно в той или иной степени связанной с влиянием человека.

Являясь экстраординарными для одних сообществ, эти факторы могут быть нормальными компонентами среды для других. Например, огонь может быть нейтральным фактором для хорошо адаптированных к пожарам сообществ лесов [Bergeron, Dansereau, 1993], саванн [Skarpe, 1992], кустарниковой растительности средиземноморского типа [Kazanis, Arianoutsou, 1996] и даже благоприятным фактором для пастбищных сообществ однолетников [Bock et al., 1995], которые при отсутствии пожаров сменяются многолетниками, или пустошей [Keith, Bradstock, 1994]. Периодическое нагревание почвы и слой золы обеспечивают возобновительный процесс у эвкалиптов [Ashton, Kelliher, 1996]. Однако огонь губителен для сфагновых болот и лугов, когда осенью устраивают «палы».

Выпас скота губителен для сообществ лесов [Pettit et al., 1995] (речь не идет о влиянии «своих» фитофагов, подобных лосям и оленям в тайге при естественном регулировании плотности популяций) и нейтрален для луговых сообществ [Rodriguez et al., 1996]. Однако для саванн и степей – это фактор поддержания сообществ, так как скот замещает естественных фитофагов (за исключением национальных парков, где естественные фитофаги сохраняют свою роль).

Вспашка – нормальный фактор для сегетальных сообществ, но губительный для всех прочих. И подобных примеров много.

7.3. Полимодельная концепция растительного сообщества

В настоящее время наиболее распространено прагматическое понимание фитоценоза как условно однородного контура растительности вне зависимости от того, какие факторы объединили виды в сообщество. При таком широком понимании фитоценоз (растительное сообщество) становится родовым понятием, которое подразделяется на несколько видов, различающихся по модели организации, то есть по вкладу разных факторов в ассоциирование видов в ансамбли.

В табл. 12 показаны шесть феноменологических моделей организации фитоценозов, которые различаются по вкладу уже рассмотренных факторов организации и по спектру участия видов разных стратегий, а также степень дифференциации экологических ниш в сообществах разных моделей.

Таблица 12

Модели организации фитоценозов

Модель	Вклад факторов организации						Пример
	Экотоп	Биотическая трансформация	Горизонтальные взаимоотношения	Вертикальные взаимоотношения	Интенсивность нарушений	Дифференциация ниш	
Абиотическая S-модель	+++	+	+	+	+	+	Экстраординарные и арктические пустыни, водные сообщества
Биотическая S-модель	+++	+++	+	+	+	++	Верховые болота
C-S-модель	+++	++	+++	+	+	+++	Неморальные и бореальные леса
G-B-модель	+++	++	++	+++	++	++	Степи, саванны
C-R-S-модель	+++	+	+	+	++	++	Послесельные луга
R-модель	++	+	+	+	+++	+	Рудеральные и сегетальные сообщества

Абиотическая S-модель представляет сообщества пациентов экстремальных условий. В таких сообществах практически нет конкуренции, и каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным популяционным закономерностям.

Биотическая S-модель соответствует сообществам верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды «почвенного» раствора связаны с деятельностью главного эдификатора ценозообразователя – сфагновых мхов.

C-S-модель – это лесные сообщества, в которых сочетаются виоленты-деревья и пациенты-травы, мхи или лишайники.

G-B-модель описывает растительные сообщества экосистем степей и саванн, где особенно важную роль играют крупные животные-фитофаги (модель названа по первым буквам слов grazer и browser, указывающих на травоядность и веткоядность животных). При ослаблении влияния фитофагов эти экосистемы деградируют: саванна замещается ксерофитным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников.

C-R-S-модель соответствует сообществам вторичных послелесных злаковников, для которых умеренное нарушение является обязательным фактором поддержания стабильности. Наиболее типичный пример – послелесные луга класса *Molinio-Arrhenatheretea*, которые при отсутствии нарушений зарастают лесом и переходят в *C-S-модель*.

R-модель представляет сообщества, нормальным и обязательным условием существования которых является нарушение. Кроме сегетальных сообществ (регулярное нарушение) и рудеральных сообществ (однократное нарушение), к сообществам с этим типом модели организации можно отнести начальные стадии первичных сукцессий на каменистых осыпях.

Модели представляют собой крайние точки осей пространства форм организации и связаны множеством переходов, что отражает существование уже рассмотренных вторичных стратегий и их пластичность. Так, тундры, в формировании структуры которых активно участвуют экзогенные факторы, связанные с преобразованиями субстрата под влиянием мерзлотных процессов, могут быть рассмотрены как переход между абиотической *S-*, *C-R-S-* и *R-*моделями, лесотундра – как переход между абиотической *S-* и *C-S-*моделями, пастбищные сообщества, производные от мезофитных лугов, – как переход между *C-R-S-*, *G-B-* и *S-*моделями и т.д.

7.4. Роль дифференциации (упаковки) ниш в сообществе

В разделе 4.1.2 были рассмотрены современные представления об экологической нише у растений.

Объединение в сообществе видов с разными экологическими нишами (т.е. «упаковка» видов) и раздел ими ресурсов (дифференциация ниш) – основной механизм снижения уровня конкуренции.

Это «выгодно» сообществу, поскольку расходы на противодействие конкуренту требуют дополнительной энергии, то есть ведут к снижению продуктивности отдельных компонентов и всего сообщества в целом.

В современной НОР принцип дифференциации экологических ниш сменил идею коадаптации видов, которая была характерна для понимания природы растительного сообщества как дискретной единицы растительности.

Сообщества разных моделей различаются по степени дифференциации ниш. Наиболее развита она в сообществах лесов и наименее – в

пустынях, рудеральных и сегетальных сообществах, что объясняется обедненностью спектра типов эколого-фитоценологических стратегий, то есть однотипностью способа выживания формирующих их видов [Shmida, Ellner, 1984]. Это положение многократно подтверждалось экспериментально.

Яркие доказательства значимости дифференциации ниш в сообществах, объединяющих виды разных стратегий, привел В.Г. Онипченко [2013], исследовавший взаимоотношения растений злаково-лишайниковых альпийских сообществ Северного Кавказа. В результате эксперимента с изоляцией корневых систем было выяснено, что в альпийской пустоши злаки составляют основу сообщества и используют почвенные ресурсы влаги и ЭМП, а не способные к конкуренции с ними лишайники занимают иную нишу, питаясь за счет атмосферных осадков и содержащихся в них ЭМП. Они обитают в промежутках между злаками, которые в какой-то мере благоприятствуют их существованию, защищая от ветра, то есть играют роль «нянь». Почвенные ресурсы под лишайниками используются корнями злаков.

При формировании ниш растений и соответственно их дифференциации очень важна уже рассмотренная биотическая трансформация местообитаний, так как для патентных видов реализованные ниши формируются под влиянием виолентов (эдификаторов). Ниши для растений-паразитов и полупаразитов формируют растения-хозяева. В тропических лесах значительно число видов эпифитов, ниши которым также предоставляют деревья, хотя в этом случае такая ниша представляет собой только «дом» без обязательств обеспечения жильца «обедами» [Hietz, Hietz-Seifert, 1995].

Принцип дифференциации ниш используется в растениеводстве и лесоводстве при создании поликультур (посевов и посадок из нескольких видов растений). В состав поликультуры многолетних трав обычно включают 2–5 (реже до 10–15) видов растений с разными нишами. Распространены и однолетние поликультуры, например посевы кукурузы с подсолнечником, горохом, фасолью, соей, люпином. В ФРГ широко используются сидеральные поликультуры (т.е. смеси, урожай которых запахивается в почву как зеленое удобрение) из 5–10 видов трав, которые образуют большую биомассу за два месяца вегетации.

Белорусские исследователи [Регулирование..., 1982] показали наличие дифференциации ниш в смешанных посадках древесных культур: характер распределения корней деревьев отличается от того, который был отмечен в монокультуре. Наблюдалось как бы отталкивание корневых систем: у одной культуры она смещалась ближе к поверхности почвы, а у другой – в глубь почвенного профиля.

Исследователь пастбищ Средней Азии Н.Т. Нечаева и ее последователи [Нечаева, Мухаммедов, 1991] использовали принцип дифференциации ниш при создании в пустыне искусственных фитоценозов – «агропустынь» из видов местной флоры. Естественные пустынные фитоценозы состоят из 5–7 видов одной жизненной формы: деревьев, кустарников или трав. В «агропустынях» вместе выращиваются виды с

разными жизненными формами, дифференцированные по экологическим нишам, что позволяет без удобрения и полива получать урожай зеленой массы в 4–5 раз больший, чем с природных фитоценозов.

7.5. Роль отношений типа «нейтральность» в сообществе

В последнее время появились работы, в которых показана неуниверсальность механизма дифференциации экологических ниш растений в сообществе. Альтернативой этому механизму является процесс выравнивания конкурентных возможностей видов, вследствие чего формируются отношения нейтральности [Hubbel, 2001, 2005; Гиляров, 2010; и др.]. В соответствии с моделью нейтральности, высокое видовое богатство растительных сообществ тропических лесов объясняется тем, что входящие в их состав виды эволюционировали в направлении унификации экологических особенностей и конкурентной способности. Поэтому в отношениях между ними нет победителей и побежденных (принцип Ф. Гаузе не действует). Модель нейтральности проявляется, видимо, не только в тропических лесах, но и в сообществах остепненных лугов, альварных лугов, луговых степях и других богатовидовых растительных сообществах.

О возможности проявления в одном растительном сообществе разных механизмов сосуществования по типу дифференциации ниш и нейтральности пишут К.Дж. Лорти и др. [Lortie et al., 2004]. Можно полагать, что доминанты дифференцируются по экологическим нишам, а малообильные виды – за счет выравнивания экологических потребностей (т.е. несколько видов могут занимать одну экологическую нишу).

7.6. Основные положения главы 7

Растительное сообщество (фитоценоз) является условно однородной частью растительного континуума (непрерывности растительности). Эти представления о фитоценозе были независимо сформулированы в России и США в начале прошлого столетия.

Виды ассоциируются в фитоценозы под влиянием разных факторов, главные из которых – экотоп, взаимоотношения растений (конкуренция, биотическая трансформация местообитания, взаимопомощь, аллелопатия), гетеротрофные организмы (животные, микоризные грибы, бактерии-симбиотрофы, различные паразитические организмы), нарушения. Вклад этих факторов в организацию разных растительных сообществ различен. Для объяснения сосуществования видов во многих сообществах большое значение имеют представления о дифференциации экологических ниш и нейтральности.

Все это дает основание для прагматического понимания фитоценоза как однородного контура растительности вне зависимости от того, какие факторы объединили виды в сообщество. По соотношению роли разных факторов различаются модели организации фитоценозов.

Глава 8

ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Фитоценозы различают не только по принципиальным моделям организации, но и по множеству внешних признаков: видовому составу, морфологической структуре, формам циклической динамики, продуктивности. Предваряя их рассмотрение, подчеркнем, что самый важный из них – видовой состав – наиболее тонко индицирует условия экотопа и продуктивность сообщества. Именно по этой причине развитие классификации растительных сообществ по флористическому составу оказалось перспективным направлением синтаксономии (см. раздел 10.2.3).

8.1. Видовое богатство

Видовое богатство (число видов на единицу площади) – важнейшая интегральная характеристика растительного сообщества и одна из форм общего биологического разнообразия, то есть богатства экосистем видами. Это самая простая мера *альфа-разнообразия*, то есть биологического разнообразия на уровне фитоценоза. Другие, более сложные способы оценки альфа-разнообразия учитывают не только число видов в фитоценозе, но и их количественное соотношение (Н-функция, индекс Симпсона и др.). Используя эти индексы, можно показать, что при одинаковом числе видов более высокое альфа-разнообразие будет у того фитоценоза, в котором разные виды представлены не поровну, а в разном количестве (оно оценивается числом особей, их массой, продуктивным покрытием и т.д.). Однако информативность этих индексов не намного превышает простой показатель видового богатства [Whittaker, 1972].

Р. Маргалеф [Margalef, 1994] остроумно заметил, что видовое богатство в любом случае можно расположить между двумя крайними ситуациями: модель «Ноев ковчег» – видов очень много, но каждый из них представлен всего одной парой особей, и «чашка Петри» – микро-биологическая культура, в которой представлено огромное число организмов одного вида.

8.1.1. Кривая «число видов/площадь»

Видовое богатство зависит от многих факторов, в первую очередь от размера учетной единицы, то есть *масштаба измерения видового разнообразия*.

В мелком масштабе (1 дм²) наибольшим видовым разнообразием характеризуются альварные луга в Эстонии и Швеции [Zobel et al.,

1996; van der Maarel, Sykes, 1993]. Эти луга сформированы маленькими по размеру растениями, и потому даже на такой учетной площадке умещается до 40 видов. В курских степях В.В. Алехин [1986] на 1 м² насчитывал до 100 видов.

В крупном масштабе (сотни квадратных метров) наиболее богаты видами тропические леса, где на 400 м² может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

Традиционно зависимость видового богатства от площади выявляют с помощью вписанных друг в друга квадратных или круглых площадок увеличивающегося размера. Таким образом строится кривая «число видов/площадь». В большинстве случаев при заложении в фитоценозах «матрешек» – площадок размером 0,1; 0,25; 1; 4; 9; 16; 25; 100 м² и т.д. – полученные кривые вначале резко поднимаются вверх, а потом постепенно переходят на плато. Начало перехода на плато показывает, что на площадке этого размера в основном выявлены все виды фитоценоза. При однородной растительности чем богаче видами фитоценоз, тем меньше размер площади, при котором кривая выходит на плато.

Размер учетной единицы, при котором происходит «перелом» кривой (хотя не всегда четко выраженный), называется *минимальным ареалом*. Пробную площадку этого размера фитоценологи используют при выполнении геоботанических описаний.

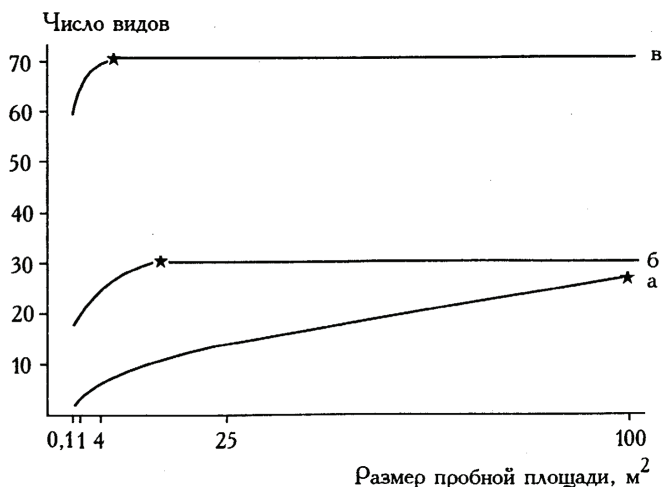


Рис. 8. Кривые «число видов/площадь»: а – пустыня; б – пустынная степь; в – луговая степь; звездочкой обозначена точка, соответствующая минимальному ареалу

На рис. 8 приведены кривые «число видов/площадь» для разных типов растительности Монголии. На основании этих кривых несложно установить размер учетной площадки. Для бедных видами фитоценозов пустынь площадка не может быть меньше 100 м², но не может быть и больше, так как в этом случае ее трудно встроить в достаточно пеструю растительность. Степные фитоценозы, где на 100 м² произрастает

20–40 видов, целесообразно описывать на площадках размером 25 м^2 , богатые видами (свыше 40 на 100 м^2) фитоценозы лугов и луговых степей – на площадках 4 м^2 . Моховые фитоценозы удобно изучать на площадках размером 1 дм^2 [Баишева, 2007].

8.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства

Размер площади учета – это субъективный фактор, влияющий на оценку видового богатства изучаемого фитоценоза, поскольку ее размер исследователь выбирает сам. Объективные факторы, определяющие число видов в фитоценозе, многочисленны и сложно взаимодействуют, что дало основание Р. Уиттекеру [1980] писать о том, что видовое богатство – наиболее трудно прогнозируемая характеристика фитоценоза.

Именно большое число факторов, влияющих на видовое богатство (и соответственно разнообразие моделей организации фитоценозов), привело к поразительному разнообразию гипотез объяснения этого феномена. Так, М. Палмер [Palmer, 1994] приводит 120 гипотез.

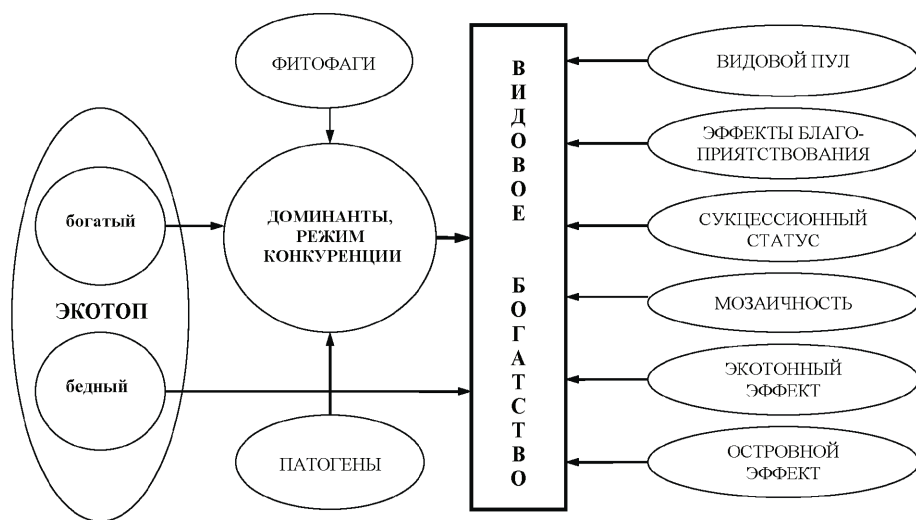


Рис. 9. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ

Предложена феноменологическая модель (рис. 9) влияния основных факторов на формирование видового богатства растительных сообществ [Миркин, Наумова, 2012]. Кратко рассмотрим эти факторы.

Экотоп («абиотическая матрица») – главный фактор, определяющий видовое богатство. Он влияет непосредственно, если условия неблагоприятны (т.е. выступает в роли «инвайронментального сита», например в пустынях, на солончаках, в водной среде), или опосредованно через комплекс биологических факторов.

Доминанты, биологическая продукция и режим конкуренции. Опосредованное влияние экотопа осуществляется в благоприятных условиях среды через состав доминантов, их биологическую продукцию и общий режим конкуренции. При этом чем выше уровень конкуренции и биологическая продукция, тем сильнее опосредованное влияние экотопа и ниже видовое богатство [Waide et al., 1999; Pausas, Austin, 2001]. Впрочем, при низкой биологической продукции улучшение условий среды может повышать одновременно и продуктивность и видовое богатство.

Фитофаги. Влияние доминантов может быть снижено под действием фитофагов. Особенно велика роль фитофагов в степях и саваннах, где при их отсутствии происходит снижение видового богатства и деградация сообществ. Например, в Зауралье Башкортостана в 1990–2000-е годы вследствие снижения поголовья скота на многих участках, удаленных от населенных пунктов, снизилось обилие ковылей, разрослись степные кустарники и корневищные злаки (особенно *Calamagrostis epigeios*). Это привело к снижению видового богатства.

Патогены. Как и фитофаги, патогены могут влиять на состав доминантов. Так, в тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов [Bell et al., 2006], что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих сообществах. Такую же роль, как патогены, могут играть растения-паразиты и полупаразиты [Bardgett et al., 2006], которые сдерживают разрастание доминантов и таким образом повышают видовое богатство.

На видовое богатство растительных сообществ оказывают влияние и факторы «второго порядка».

Видовой пул (богатство флоры региона). Роль этого фактора подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа [Трасс, 1976]. Этот вопрос активно обсуждается и в современной литературе [Biewer, Poschlod, 2005; и др.]. Влияние видового пула на видовое богатство во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор. Отмечается большая роль гидрохории [Жиляев, 2005; Leng et al., 2010; Soomers et al., 2011; и мн. др.]. Для видового богатства рудеральной растительности большую роль играет анемохория [de la Riva, 2011].

Островной эффект (степень изоляции сообществ, влияющей на обмен диаспорами с другими сообществами). Снижение видового бо-



Теодор Липпмаа
(1892–1943)

гатства небольших изолированных сообществ вследствие различий скорости процессов вытеснения и поступления видов является достаточно изученным феноменом [MacArthur, Wilson, 1967; Акатов, 1999; Акатов и др., 2002; и др.]. К примеру, на территории Башкирского государственного природного заповедника «островами» являются степи, которые отдалены от основных массивов степей Зауралья и Предуралья на 60–80 км. Видовое богатство этих степей на 15–20 видов меньше, чем у «неостровных» степей Зауралья [Жирнова и др., 2007].

Экотонный эффект (обогащение видового богатства за счет перекрытия видовых комбинаций разных растительных сообществ в зоне их контакта). По причине экотонного эффекта формируется высокое видовое богатство остепненных лугов (перекрытие видовых комбинаций лугов и степей). По этой же причине видовое богатство лесов Южного Урала на 10–20 видов выше, чем у их равнинных аналогов (перекрываются видовые комбинации неморальных, гемибореальных и бореальных лесов [Мартыненко, 2009]).

Внутриценоотические мозаики, которые превращают растительные сообщества в калейдоскоп видов разных форм обратимой внутриценоотической динамики в гапах и других микрогруппировках [Восточноевропейские леса..., 2004].

Сукцессионный статус. Этим понятием объединяются результаты влияния любых сукцессий: автогенных первичных и вторичных (восстановительных); аллогенных, порожденных влиянием человека (выпас, рекреация, загрязнение и др.). Роль режима нарушений для повышения разнообразия видов с разными типами реагирования на влияние этого фактора специально рассмотрел Дж.Ф. Грайм [Grime, 2002, 2006]. На видовое богатство растительных сообществ может влиять внедрение агрессивных заносных (инвазивных) видов [Виноградова и др., 2010]. Кроме того, видовое богатство может отражать влияние геологической истории территории: скажем, чередование холодных и теплых периодов в плейстоцене и голоцене, что способствовало формированию «флористических коктейлей» из видов разной экологии.

8.1.3. Градиенты видового богатства

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, что объясняет сложность прогноза этой характеристики сообществ.

Р. Уиттекер [1980] писал о главных географических широтных и высотных градиентах видового разнообразия, которое нарастает от высоких широт к низким и от высокогорий к равнинам. Однако эта формулировка чрезмерно обобщенная. Так, Н.В. Матвеева [1995], исследовавшая тундры полуострова Таймыр, выявила их замечательно высокое видовое богатство: на площадках 100 м² в условиях плакорных тундр, сообщества которых исторически наиболее адаптированы к климатическому комплексу, в разных подзонах было обнаружено от 110 до 180 видов, в том числе 50–60 видов цветковых, столько же лишайников и 40–50 видов мхов. Даже на 1 дм² число видов достигало 25!

Уменьшение видового богатства от низких высотных уровней в направлении высокогорий также достаточно частная закономерность, которая характеризует вертикальную поясность в горах средней полосы с благоприятным климатом. В условиях пустынь (к примеру, в горах Хангая или Алтая в Монголии) изменение видового богатства подчиняется параболической кривой с максимумом в средней части градиента.

Весьма интересен вывод Р. Уиттекера об известной независимости изменения богатства сообществ видами, относящимися к разным жизненным формам. Так, на градиенте север–юг (т.е. от Арктики к тропикам) нарастает число видов деревьев, но уменьшается число видов трав. Это отражает как раз удачность системы жизненных форм К. Раункиера и возможность выводить «нормальные спектры» жизненных форм разных вариантов зональной растительности.

Как правило, при автогенных сукцессиях (см. раздел 9.3.1) видовое богатство увеличивается, однако пик его приходится на предклимаксовое состояние, когда сообщество представляет собой экотон между серийными и климаксовыми. В климаксовых сообществах число видов может несколько уменьшиться за счет выпадения серийных видов и усиления виолентов.

Видовое богатство разных растительных сообществ на площадках, соответствующих минимальному ареалу, изменяется в очень широких пределах: от 1–2 видов (в прибрежно-водной или водной растительности, в пустынях или на злостном содовом солончаке) до 1000 видов (в тропическом лесу).

Основные типы фитоценозов средней полосы России имеют следующее видовое богатство:

<i>Тип</i>	<i>Число видов</i>
Сенокосные луга	40–60
Пастбищные луга	20–30
Сенокосные луговые степи	70–90
Пастбищные степи	20–40
Сегетальные пашенные сообщества	10–20
Рудеральные сообщества	5–15
Широколиственный лес	25–40
Хвойный лес	15–25
Низинные травяные болота	10–20
Сфагновые болота (с учетом мхов)	20–30

В целом в современной растительности наблюдается тенденция снижения видового богатства фитоценозов из-за усиливающегося влияния на них человека (т.е. влияния антропогенного пресса). Поэтому многие виды растений находятся в угрожаемом положении.

На рис. 10 показано изменение видового богатства в фитоценозах травяной растительности поймы в нижнем течении Волги и окружающих ее зональных пустынно-степных сообществ. Нетрудно увидеть, что оно снижается при увеличении засоления почв и их переувлажнении. Поэтому число видов минимально в водных и прибрежно-водных

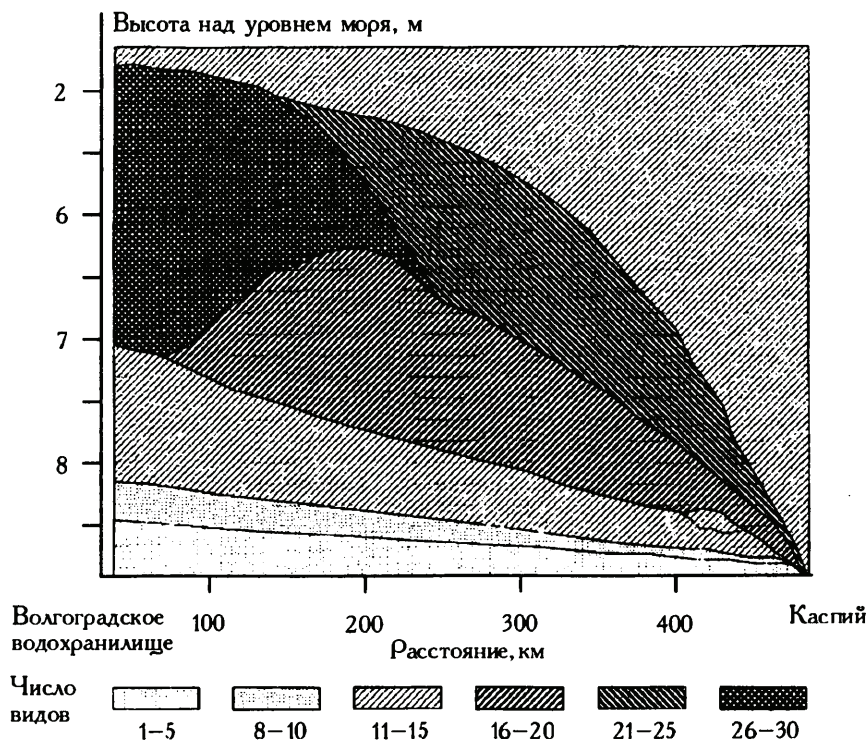


Рис. 10. Изменение альфа-разнообразия сообществ (числа видов на 100 м²) поймы в нижнем течении Волги (по данным В.Б. Голуба [1986])

сообществах (нижняя часть рисунка) и максимально у луговых фитоценозов. Низким видовым разнообразием характеризуются и окружающие пойму пустынно-степные сообщества пастбищ.

В целом альфа-разнообразие фитоценозов поймы Волги и окружающих ее пространств достаточно низкое из-за жестких условий местообитаний, которые обусловлены резким пересыханием почв во второй половине лета, засолением или избытком влаги. Снижает видовое богатство и достаточно сильный выпас, который проводится на большей части долины.

8.2. Структура (синморфология)

Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном взаиморасположении растений (и их частей) в растительном сообществе, то есть о физиогномике на уровне сообществ. Синморфология изучает вертикальную и горизонтальную структуру сообществ.

8.2.1. Вертикальная структура

Разновысотность растений и «разноглубинность» (различия в распределении корневых систем по почвенному профилю у разных видов) –

важные оси дифференциации экологических ниш в фитоценозе. В сомкнутом фитоценозе на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режим увлажнения, засоления, а также содержание ЭМП в почвенном растворе. Существуют два основных полярных варианта разновысотности: *ярусность*, когда на глаз видно расчленение фитоценоза по вертикали на достаточно четко отграниченные слои-ярусы, и *вертикальный континуум*, когда такие слои в фитоценозе не различаются. В подземной части фитоценоза, как указывает Т.А. Работнов [1992], ярусы распределения подземных органов, за очень редким исключением, не наблюдаются.

Ярусность характерна для лесов умеренной полосы, где четко различаются ярусы деревьев, подлеска и подроста, травяной или травяно-кустарниковый, моховой или лишайниково-моховой. Однако в природе ярусность в целом встречается реже, чем вертикальный континуум, классическим примером которого является вертикальная структура тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев, реже в этих фитоценозах отмечается нечеткая размытая ярусность. В фитоценозах, где ярусности нет или она выражена недостаточно четко, вертикальный континуум может подразделяться на условные слои – *фитоценотические горизонты*, число которых зависит от задач исследования. При детальном изучении распределения по вертикали фитомассы в травяных фитоценозах (например, для определения того, какая часть травостоя окажется выше линии скашивания или может быть использована определенным видом животного на пастбище) растения последовательно срезают с шагом всего 5 см, а в тропических лесах, где высота древостоя может достигать 30 м, для изучения распределения по вертикали фитомассы листьев, распределения видов фауны и т.д. бывает достаточно выделить 4–5 слоев.

В 1950–1960-х годах имели хождение две трактовки яруса – биологическая и морфологическая [Шенников, 1964]. При *биологическом* понимании к ярусу относятся только те виды, которые присутствуют в нем во взрослом состоянии. Например, мелкое возобновление и подрост дуба не включаются ни в ярус трав, ни в ярус подлеска, для них выделяются специальные пологи. При *морфологическом* понимании, независимо от возраста и жизненной формы, каждое растение относят к тому ярусу, в котором оно зафиксировано в момент наблюдения. Несмотря на формализм, такое понимание яруса более удобно и имеет тот же прагматический оттенок, что и современная трактовка понимания фитоценоза как любой условно однородной части растительного континуума.

Универсальной синтетической характеристикой вертикальной структуры фитоценоза, которая может использоваться для фитоценозов как с ярусами, так и с вертикальным континуумом, является *индекс листовой поверхности* (ИЛП) – отношение площади поверхности листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. У разомкнутых сообществ пустынь ИЛП составляет доли единицы, у большинства луговых фитоценозов 4–6. В еловом лесу ИЛП может дости-

гать 12, то есть на 1 га леса приходится 12 га поверхности хвои [Работнов, 1992].

Разная глубина проникновения корневых систем и различия в распределении максимальной массы корней характерны для всех фитоценозов, хотя у сообществ умеренной полосы зона корневого максимума многих видов расположена на глубине 0–30 см. В то же время даже в луговом фитоценозе корни *Medicago falcata* или *Rumex confertus* могут углубляться в почву на несколько метров. В растительности аридных территорий большую роль играют фреатофиты – растения с глубокой корневой системой, достигающей грунтовых вод (например, *Alhagi pseudalhagi*, *Phragmites australis* и др.). Эти виды используются для индикации уровня грунтовых вод при выборе места для бурения скважин.

Разная глубина проникновения корней – яркий пример дифференциации экологических ниш. Так, в солонцеватых степях в верхнем надсолонцовом слое расположены корни растений-галофитов (типчака, ковылей, степного разнотравья и бобовых), а в солонцовом горизонте – корни галофитов, таких как представители рода *Limonium* или *Artemisia lerchiana*. Мы уже говорили о сообществах саксаула (*Haloxylon ammodendron*) и тростника в Гоби, в которых злак с более глубокой корневой системой использует грунтовые воды, недоступные саксаулу.

Совмещение в одном посеве растений с разными высотой и глубиной корневых систем используется в сельском хозяйстве. Например, сидеральные культуры (виды из семейств Fabaceae, Brassicaceae) с более глубокими, чем у зерновых злаков, корневыми системами могут возвращать в горизонт распространения корней пшеницы или кукурузы ЭМП удобрений, вымытых в глубину почвы. Такую же функцию в посевах выполняют сорные растения, поэтому, если количество сорняков не превышает порога вредоносности (т.е. того количества, начиная с которого происходит существенное снижение урожаев), их наличие в агрофитоценозе полезно. Они не только возвращают в пахотный горизонт вымытые в глубину почвы удобрения, но и накапливают в своих запасующих органах вносимые удобрения. При перегнивании запасующих органов сорных растений ЭМП возвращаются в почвенный раствор.

Мы уже упоминали о работах Н.Т. Нечаевой о создании «агропустынь» – искусственных многовидовых продуктивных фитоценозов из представителей местной флоры (иногда улучшенных селекцией). Основной принцип конструирования этих фитоценозов – подбор видов разной высоты (деревья, кустарники, кустарнички, травы) и с различной глубиной корневых систем, чтобы обеспечить более полное использование ресурсов солнечного света и почвы.

В лесоводстве чаще применяют многоярусные поликультуры – посадки из 2–3 видов древесных растений. Они не только полнее используют ресурсы света и почвы, но и устойчивее к вредителям и болезням, а следовательно, быстрее накапливают древесную массу и лучше регулируют газовый состав атмосферы.

8.2.2. Горизонтальная структура

Регулярное и случайное распределение популяций в фитоценозах встречается довольно редко. Чаще всего популяции распределены неслучайно и образуют группы, однако, как правило, в итоге суммирования неслучайных распределений популяций складывается случайная горизонтальная структура фитоценоза.

В некоторых случаях в горизонтальной структуре фитоценоза выявляются закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценотическими причинами. Эти пятна называют **микрогруппировками** [Ярошенко, 1961].

Сообщество, в котором выражены микрогруппировки, называется **мозаичным**. У мозаичности как варианта горизонтальной структуры фитоценоза есть две главные особенности:

1. Мозаичность обусловлена фитоценотическими причинами, то есть биотической трансформацией условий пятна при жизнедеятельности самих растений. Различия микрогруппировок могут быть связаны с мелкими неоднородностями среды, повлиявшими, например, на распределение всходов того или иного вида, но при развитии микрогруппировок эти различия сглаживаются влиянием самих растений. Инициировать формирование мозаичности могут и последствия влияния животных, например пятна фекалий на пастбищах [Singh et al., 1996].

2. В мозаичных фитоценозах формируются закономерно повторяющиеся сочетания видов – микрогруппировки, которые, как и фитоценозы, составляют континуум и различаются среднестатистически. Это означает, что при сравнении двух разных типов микрогруппировок две выборки из них (по 10 или 20 микрогруппировок каждого типа) покажут статистически достоверные различия покрытия, массы или постоянства хотя бы нескольких видов.

Мозаичность следует отличать от **пестротности** фитоценоза, когда микрогруппировки не выражены и неоднородность носит случайный характер (имеет место абсолютный внутриценотический пространственный континуум), и от **комплексности растительности** (см. раздел 13.3). При комплексности пятна, аналогичные микрогруппировкам, возникают из-за исходной неоднородности условий среды. Примером могут служить пятна солончаков в Прикаспийской пустыне, где на фоне полыни черной (*Artemisia pauciflora*) формируются пятна полыни белой (*Artemisia lerchiana*), или неоднородность растительности на южных склонах гор, где чередуются небольшие участки с почвой разной мощности и с разным содержанием щебня.

Различаются следующие варианты мозаичности фитоценозов [Работнов, 1984; Миркин, 1985].

Регенерационные мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с возобновительным процессом и уже упоминавшейся «моделью карусели» [van der Maarel, Sykes, 1993]. Она описывает поочередное пребы-

вание в одной нише нескольких видов, причем различные части фитоценоза находятся на разных фазах «карусели», и поэтому его общий видовой состав остается постоянным.

Масштаб пространственной выраженности этого процесса в травянистых фитоценозах измеряется сантиметрами и дециметрами, а в лесах он достигает десятков и сотен метров. При выпадении деревьев в лесу образуются «окна» (гэпы – gaps), зарастающие видами, специально приспособленными к такому «ремонту» древостоев. Это наиболее характерно для тропических лесов, в которых существует две группы видов: *дриады* – основные виды и *номады* – виды, которые временно поселяются в «окнах», и под их пологом постепенно восстанавливаются дриады.

У номад формируется банк семян, а у дриад – банк проростков, то есть всходов, которые подолгу не идут в рост, дожидаясь образования «окна». Впрочем, сплошь и рядом «окна» могут быть заполнены теми же растениями, что составляют основу постоянного яруса, то есть без деления на дриады и номады. Таким образом, и в этом случае мы сталкиваемся с вариантом континуума от четкого цикла дриады – номады и до полного отсутствия дифференциации на виды «окон» и основного яруса [Коротков, 1991; Liu Quinghong, Hytteborn, 1991; Rebertus, Veblen, 1993; Midgley et al., 1995; Онипченко, 2013; и др.]. На мозаику «окон» влияет также их размер. Отмечается стохастическая природа «окон»-мозаик и их соответствие марковским цепям [Lertsman, 1995].

В тайге «окна» зарастают березой, ольхой и ивами, играющими роль растений-«нянь» для ели.

Клоновые мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с вегетативным размножением растений. Полное описание клоновых мозаик для папоротника *Pteridium aquilinum* сделал английский ботаник А. Уотт (A. Watt), его работы на русском языке обобщил И. Науялис [1980].

Папоротник разрастается круглым пятном; постепенно, вследствие старения, его продуктивность в центральной части пятна снижается, и уменьшается мощность подстилки, защищающей корневища от мороза. В результате, в центре пятна папоротник вытесняется злаками – микрогруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, которые в свою очередь разрастаются в новые круглые клоны со стареющей центральной частью, и т.д. (см. также раздел 5.7).

Из куртин степных кустарников также формируются микрогруппировки. Так, в Монголии кустарник *Caragana microphylla* разрастается круглыми куртинами, диаметр которых увеличивается с возрастом. Внутри куртины скапливаются золотые наносы, образуя холмик, на котором поселяются рудеральные растения. Лучше всего в такой микрогруппировке растет и *Stipa krylovii*, так как именно он находит защиту от пасущихся животных.

Чешские исследователи [Herben et al., 1993] назвали виды, способные разрастаться и формировать клоновые мозаики, «партизанами», противопоставив их видам-«сидням», длительное время произрастающим в одном и том же месте в фитоценозе (его называют *микросайтом*, или микроместообитанием).

Фитознвайроментальные мозаики – неоднородность фитоценоза, связанная с изменением среды одним из видов и реагированием на это изменение других видов. Как правило, основным фактором формирования мозаичности выступает бобовое растение, так как симбиотически связанные с ним азотфиксирующие бактерии повышают содержание азота в почве.

Были описаны микрогруппировки, образованные *Trifolium montanum* в Башкортостане в пойме реки Белой. Внутри круглых пятен клевера диаметром 5–7 м в результате конкуренции за свет подавлены и злаки, и разнотравье. Вокруг пятен клевера – центра – густым ободом разрастаются злаки: *Poa angustifolia*, *Festuca valesiaca* и *Koeleria delavignei*, которые за счет латерально ориентированных корней, заходящих в пятно клевера, пользуются азотом, не испытывая сильной конкуренции за свет и влагу. Между пятнами из центра и обода злаки, бобовые и разнотравье растут примерно в одинаковом соотношении.

Аллелопатические мозаики встречаются редко, поскольку, как уже отмечалось, аллелопатические эффекты могут стать главным фактором организации фитоценоза лишь в исключительных случаях. Из описанных вариантов аллелопатических мозаик наиболее интересны мозаики шалфейного скраба в Северной Америке.

В скрабе среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников из рода *Salvia*. В шалфейном скрабе, изученном Г. Муллером [Muller, 1965, 1966 и др.] (цит. по [Работнов, 1992]), вокруг куртин шалфея, который выделяет сильно пахнущие летучие ароматические вещества, образуются незанятые растительностью «пролысины».

Периодически в скрабе происходят пожары, после которых формируется равномерный покров травяной растительности. Шалфей адаптирован к пожарам и через 5–7 лет восстанавливается из сохранившихся в почве корневищ, и вокруг его разрастающихся куртин вновь образуются «пролысины».

Т.А. Работнов [1992] считает, что фактором формирования этой мозаичности может быть и конкуренция за ресурсы почвенного питания, для исключения которой нужно было провести обрезку корней, но этого сделано не было.

Зоогенные мозаики формируются в результате воздействия животных. Это внешний фактор для фитоценоза, и при его достаточно длительном последствии образуется комплексность (типичный пример – пятна рудеральной растительности на пороях грызунов). Однако если животные формируют неоднородность среды, которая в течение 3–5

лет исчезает, то может возникнуть мозаика по типу «зоогенной карусели». Пример такой «карусели» – растительность на пятнах экскрементов крупных фитофагов. Микрогруппировки в таких пятнах имеют обедненный видовой состав, и в них могут преобладать эндозоохорно распространяемые виды однолетних злаков.

Микрогруппировки изменчивы. Мы уже говорили о динамике микрогруппировок с орляком и смене в «окнах» тропического леса номад дриадами. Постоянно сменяются виды и в травяных фитоценозах в соответствии с моделью «карусели» [van der Maarel, Sykes, 1993].

При «карусели» микрогруппировки не всегда различаются на глаз, так как она образуется в масштабе нескольких десятков сантиметров, и выявить ее можно только при детальном стационарном исследовании, поскольку рядом могут находиться разные стадии «карусели». Авторы модели «карусели» очень образно сравнили процессы регенерационной динамики сообществ с фугой, когда в разных голосах поочередно проходит одна и та же музыкальная тема.

Но нет правил без исключений. Иногда при «карусели» сформированные микрогруппировки видны четко. Р. Теркингтон [Turkington, 1979; Turkington, Harper, 1979] выполнил уникальные исследования динамики микрогруппировки *Trifolium repens* и *Lolium perenne* и выяснил, что постоянное сообитание этих двух видов связано с дифференциацией их экологических ниш. Райграс образует плотную дернину, а клевер – рыхлый куст, который позволяет ему занять свободное от дернины пространство. Сезонные циклы видов дополняют друг друга: райграс имеет два пика роста листьев – весной и в конце лета, а клевер – один, как раз в промежутке между ними.

Таким образом, любые формы мозаичности фитоценозов – это, в конечном итоге, отражение модели «карусели». В результате «карусели» могут образоваться повторяющиеся микрогруппировки, которые после определенного времени существования переходят друг в друга.

Феномен мозаичности используется, хотя и сравнительно редко, в луговодстве [Дохман, 1979]. Обычно при сплошном посеве травосмеси из злаков и бобовых в первые два года разрастаются бобовые, а злаки подавляются, поэтому приходится увеличивать количество семян злаков в высеваемой смеси. Однако позднее раскустившиеся злаки начинают вытеснять бобовые из травостоя.

Опыт создания мозаичных посевов из чередующихся полос злаков и бобовых или расположенных в шахматном порядке клеток (размером 4 м²) злаков и бобовых показывает, что эти посевы устойчивее и продуктивнее, чем сплошные [Сидоренко и др., 1992].

8.2.3. Синузии

Части фитоценоза называются *мероценозами*. Из них в НОР чаще всего используются *синузии* – ярусы, сформированные растениями разных жизненных форм (деревьями, кустарниками, травами, мхами). Это понятие пришло в фитоценологию благодаря австрийским и эстонским

ученым Х. Гамсу (H. Gams), Т. Липпмаа, (T. Lippmaa), Х. Трассу [1964] и широко использовалось в науке в 1950–1960-х годах.

Ярусы-синузии обладают определенной независимостью. Так, травяной ярус широколиственного леса с преобладанием сныти может быть встречен под дубовым, липовым или кленовым древостоем, поскольку главный фактор взаимоотношений травяного и древесного ярусов – затенение деревьями. Именно поэтому Т. Липпмаа предлагал классифицировать не фитоценозы, а синузии.

В современной литературе синузиальный подход довольно редок, хотя и используется [Gillet, Gallandat, 1996]. Избегают синузиального подхода даже бриологи и лишайнологи при изучении «сообществ в сообществах» – мхов и лишайников в лесах. Эти моховые и лишайниковые совокупности классифицируются как сообщества; существуют специальные разделы фитоценологии – «бриосинтаксономия» и «лихеносинтаксономия».

В большинстве случаев достаточно использовать понятие «ярус».

8.3. Циклические изменения структуры

Растительное сообщество постоянно изменяется во времени, подстраивая свою структуру и функцию под изменения условий среды – суточные, сезонные, многогодичные. На временную структуру фитоценоза влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и т.д.).

Суточные ритмы слабо воздействуют на большинство растительных сообществ. Так, у некоторых растений (*Lactuca tatarica*, виды р. *Trifolium*) в течение суток изменяется угол наклона листьев; у туранговых тополей (*Populus diversifolia*, *P. pruinosa*), растущих в поймах среднеазиатских рек, изменяется положение листовых пластинок, которые во время солнцепека повернуты к солнечным лучам ребром, а утром и вечером – широкой стороной.

Существенные суточные изменения характеристик сообществ отмечаются только у пресноводного планктона: днем водоросли располагаются на глубине 1–2 м, а при снижении освещенности (вечером и утром) концентрируются в приповерхностном слое.

Значительно большее значение для наземных фитоценозов имеют сезонная и многогодичная изменчивость окружающей среды.

8.3.1. Сезонные (фенологические) изменения

При смене времен года происходит перестройка структуры растительных сообществ. Виды, имеющие сходный сезонный ритм развития, представляют один **феноритмотип**. При совмещении в одном сообществе видов разных феноритмотипов его внешний облик многократно изменяется в течение вегетационного периода, то есть происходит смена аспектов.

Представление о феноритмотипах разрабатывалось И.В. Борисовой [1972] и Я. Баркманом [Barkman, 1988]. Так, Баркман предлагал различать следующие феноритмотипы:

А. Вечнозеленые растения.

1. Вегетативный рост происходит в основном осенью, реже – весной (мхи и лишайники, исключая сфагнум).

2. Вегетативный рост происходит весной и летом (*Riccella*, *Empetrum*, *Pinus*, *Equisetum hiemale*, *Sphagnum*, *Calluna*).

Б. Полувечнозеленые растения.

3. Зеленые вплоть до морозов и во время морозов, если зима мягкая (*Stellaria media*, *Taraxacum*, *Bromopsis inermis*, *Verbascum*).

4. Листопадные, но сбрасывающие листву на 1–2 месяца (*Anthriscus*, *Corydalis claviculata*).

5. Листопадные, но сохраняющие ветви без листьев зелеными и способными к фотосинтезу (*Cornus mas*, *Vaccinium myrtillus*, *Euonymus*).

В. Зимнезеленые (ксерофитные листопадные).

6. Зимние однолетники (*Cerastium semidecandrum*, *Phleum arenarium*).

Г. Весеннезеленые (теневые листопадные).

7. Многолетние геофиты, сбрасывающие листья перед наступлением лета (*Galanthus*, *Anemone nemorosa*, *Scilla verna*).

Д. Весенне-летнезеленые (холодные листопадные).

8. Зеленые от марта до сентября – ноября (*Acer negundo*, *Nardus*, *Arctium*, *Colchicum*).

Е. Летнезеленые (холодные листопадные).

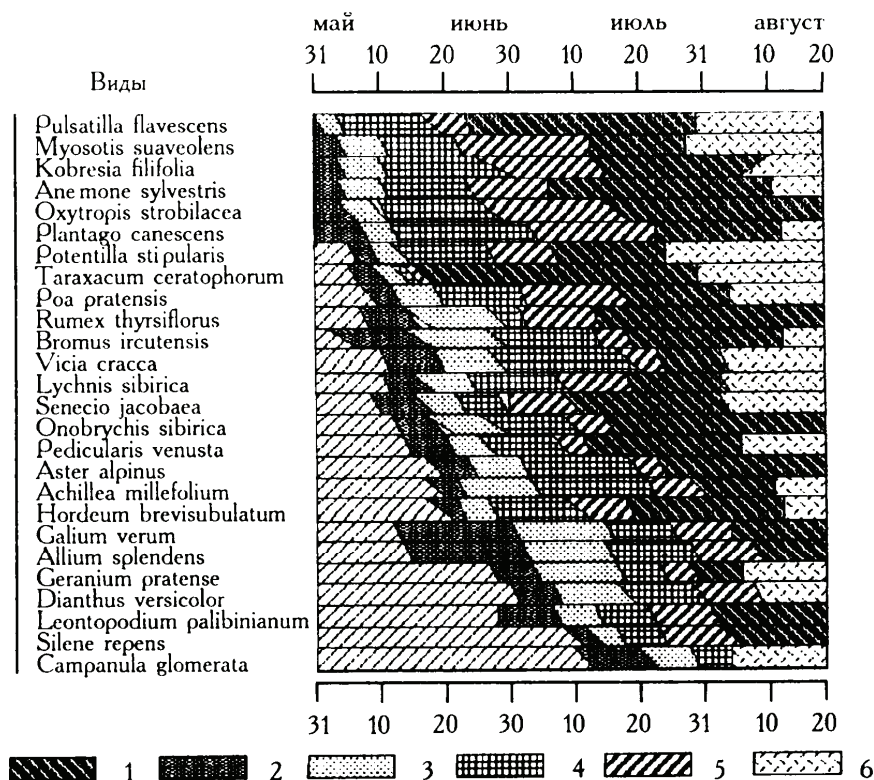
9. Зеленые с мая по июнь (*Rhynchospora*, *Molinia*).

Например, в широколиственных лесах смена аспектов происходит весной: в напочвенном покрове представлены эфемероиды («подснежники») – виды рода *Anemone*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Ficaria verna*, которые отцветают до распускания листьев на деревьях. В разное время зацветают виды лугов и степей. В заповеднике «Стрелецкая степь», где охраняются участки северных луговых степей на черноземах, поочередно зацветают *Pulsatilla patens* с фиолетовыми цветками, *Adonis vernalis* – с желтыми, *Salvia pratensis* – с синими и т.д. [Алехин, 1986].

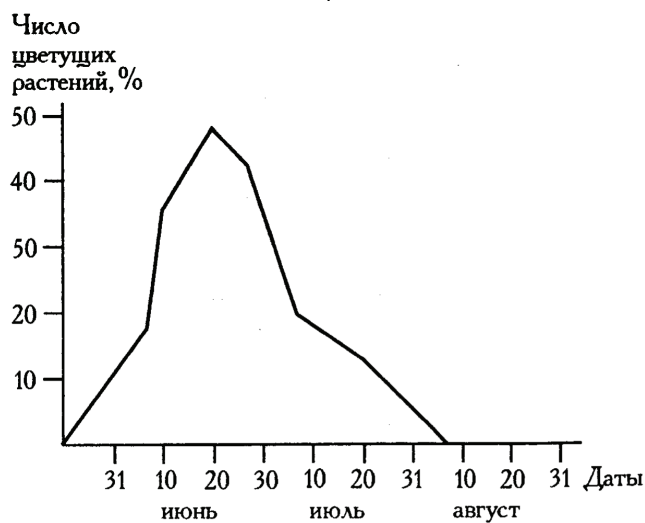
Разновременное цветение – одно из проявлений дифференциации экологических ниш, снижающей конкуренцию между видами.

В фенологических изменениях фитоценозов отражаются их адаптации к климату и почвенным условиям [Голубев, 1959, 1973]. Так, для тундр характерны островершинные кривые цветения, для степей – двухвершинные (с уменьшением числа цветущих видов в период летней засухи), для широколиственных лесов – плосковершинные кривые и т.д.

Фенологические наблюдения за растительностью являются одним из наиболее распространенных вариантов стационарных наблюдений. Составляя кривые цветения (рис. 11, б) и фенологические спектры (графические фигуры, показывающие очередность и продолжительность цветения видов – рис. 11, а), фенологи оценивают климатические особенности конкретного года и динамику климата в разные годы.



а)



б)

Рис. 11. Фенологический спектр (а) и кривая цветения растений (б) остепненного луга в пойме Лены (по К.Е. Кононову): 1 – вегетация; 2 – бутонизация; 3 – цветение; 4 – созревание плодов и семян; 5 – осыпание плодов и семян; 6 – отмирание

Фенологические наблюдения позволяют составлять графики пастбищного использования травостоев или их скашивания, так как с фенофазой растений связаны их урожайность, качество корма и отавность.

8.3.2. Разногодичные изменения (флюктуации)

Термином «**флюктуация**» обозначают разногодичные изменения фитоценозов. Флюктуации вызываются различными факторами – внешними и внутренними по отношению к фитоценозу; продолжительность их цикла не превышает 10 лет (более длительные циклические изменения рассматриваются как циклические сукцессии).

Т.А. Работнов [1992] предложил различать следующие типы флюктуаций.

Экотопические (климатогенные) флюктуации – наиболее обычный тип флюктуаций. В результате их облик луговых фитоценозов может изменяться до неузнаваемости. Например, урожайность пойменного луга на гриве в долине реки Белой в лесостепной зоне в разные годы изменяется в 10 раз. Во влажный год (высокий паводок, обильные осадки в послепаводковый период) она достигает 40 ц/га сена и в травостое преобладает разнотравье – виды родов *Filipendula* и *Thalictrum*, *Geranium pratense*, *Sanguisorba officinalis* и др. В сухой год урожайность снижается до 4 ц/га и травостой представлен *Festuca valesiaca* и *Poa angustifolia*. Большая часть растений луга остается в покоем состоянии.

Аналогичные явления имеют место и на суходольных лугах. Так, в год засухи на горных лугах Южного Урала из 46 видов, которые были зарегистрированы на наблюдаемом участке луга в благоприятный год, отмечалось лишь 14 и урожайность снизилась также в 10 раз.

Экотопические флюктуации фитоценозов у северной границы степей приводят к тому, что (при однократном учете) во влажный год граница может сместиться на юг, а в сухой – на север (луга и степи различаются соотношением в фитоценозах мезофитного разнотравья и дерновинных злаков – типчака, ковылей, тонконога). В экстремальные годы граница может «смещаться» на 100 км. Эти изменения облика фитоценозов в разные годы способствовали отказу от классификации травяных фитоценозов по составу обильных видов (доминантов, см. раздел 10.2.1). В различные годы в одном и том же фитоценозе обильными бывают разные виды, иными словами, фитоценоз остается все тем же, он лишь находится в разных флюктуационных состояниях.

Экотопические флюктуации имеют место и в пустынных фитоценозах. В них в благоприятные периоды года массово развиваются однолетники-эксплеренты (см. раздел 4.2.2). Р. Уиттекер [1980], изучавший фитоценозы пустыни Сонора, пишет, что для разных вариантов благоприятных периодов имеются свои наборы видов. Поэтому для выявления всего потенциально возможного видового состава пустынных фитоценозов нужно не менее 10 лет.

Фитоциклические флюктуации. Эти флюктуации связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав фитоценоза. *Quercus robur* обильно плодоносит в среднем один раз в четыре года, и на следующий после этого год в фитоценозе будет много его всходов. Клевер обильно цветет один раз в четыре-пять лет (в так называемые клеверные годы). В эти годы, кстати, можно наблюдать формируемую клевером горным фитоэнvironmentальную мозаику, о которой говорилось в разделе 8.2.2.

Зоогенные флюктуации. Эти флюктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных (этот вид может появиться в сообществе из соседней или даже весьма удаленной экосистемы, например прилет саранчи). Так, в широколиственных лесах в годы массового развития непарный шелкопряд уничтожает практически всю листву на деревьях, а экскременты гусениц обильно удобряют почву. Это дополнительное питание и улучшение режима освещения повышает продуктивность травяного яруса в 1,5–2 раза.

Интересные зоогенные флюктуации степных фитоценозов в Монголии описали Е.М. Лавренко и А.А. Юнатов [1952]. В отдельные годы там массово развивается полевка Брандта, которая почти полностью выедает дернины ковылей и разрыхляет поверхность почвы. В результате из почвенного банка вегетативных зачатков (корневищ) массово развивается вострец (*Leymus chinensis*), изменяя степь до неузнаваемости. Однако через 4–5 лет ковыли восстанавливаются, а вострец снова становится второстепенным видом, хотя и с обильным банком вегетативных зачатков в почве. Аналогичные закономерности (но при замене *Leymus chinensis* на однолетние растения) отмечены и для калифорнийских злаковников [Hobbs, Monney, 1995].

Антропогенные флюктуации. Эти флюктуации связаны с изменениями антропогенного влияния на фитоценозы. Например, при разном режиме выпаса может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом внесении минеральных удобрений изменяется состав естественного луга. Состав фитоценозов, расположенных в сфере влияния промышленных предприятий, может изменяться под действием однократных или периодических эмиссий веществ, загрязняющих атмосферу и почву.

Сезонные и многогодичные изменения фитоценозов обратимы, но неполностью, что позволяет говорить о *флюктуационном континууме*: состояния фитоценоза в сходные по климату годы похожи, но не идентичны. В каждый год и в каждый сезон этого года облик фитоценоза неповторим.

8.4. Биологическая продукция и фитомасса

Чистая первичная биологическая продукция (накопление фитомассы, измеряемое в весовых единицах на единицу площади за единицу времени) и **запас фитомассы** (масса растений, отнесенная к едини-

це площади) – важнейшие функциональные характеристики растительного сообщества как автотрофного блока экосистемы.

Р. Уиттекер предложил различать четыре класса сообществ по биологической продукции.

Фитоценозы очень высокой биологической продукции (свыше 2 кг/м² в год). К ним относятся высокие и густые заросли тростника в дельтах рек Волги, Дона и Урала. По продукции они близки к экосистемам тропических влажных лесов и коралловых рифов.

Фитоценозы высокой биологической продукции (1–2 кг/м² в год). Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогоза или тростника на озерах, посевы кукурузы и многолетних трав, если используются орошение и минеральные удобрения.

Фитоценозы умеренной биологической продукции (0,25–1 кг/м² в год). Преобладающая часть сельскохозяйственных посевов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, заросшие водными растениями озера, «морские луга» из водорослей.

Фитоценозы низкой биологической продукции (менее 0,25 кг/м² в год). Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытоптанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, горные степи, которые развиваются на почвах мощностью не более 5 см и состоят из растений-камнелюбов, покрывающих поверхность субстрата на 20–40%. Такую же низкую продукцию имеет большинство морских экосистем.

Анализ сообществ, включенных в эти классы, показывает, что биологическая продукция сообществ зависит от условий среды – количества влаги, тепла, обеспеченности почвы ЭМП. В разных сообществах вклад этих факторов в определение продукции различается: на этом уровне, как и при рассмотрении распределений видов вдоль градиентов среды, проявляется феномен лимитирующих факторов (см. раздел 2.1).

Запас фитомассы – это «капитал» сообщества, он может в десятки раз превышать биологическую продукцию (в лесах) или быть равным ей (в сообществах однолетников, включая посевы сельскохозяйственных культур).

Важной экологической характеристикой фитомассы является соотношение ее надземной и подземной частей. По Т.А. Работнову [1998], надземная масса может в 3–5 раз превышать подземную в полярных пустынях и лесах (тайга, широколиственные леса), но быть в 5 раз меньше ее в степях, где основная фитомасса «закопана» в почву. В некоторых пустынных сообществах Монголии подземная фитомасса превышает надземную в 100 раз.

8.5. Основные положения главы 8

Важнейшая характеристика растительного сообщества – видовое богатство. Этот параметр зависит от субъективного фактора – площади учета и от многих взаимодействующих объективных факторов, главные из которых – экотоп, доминанты, биологическая продукция и режим конкуренции, фитофаги, патогены, видовой пул, сукцессионный статус. Видовое богатство существенно различается в разных растительных сообществах.

Структура растительных сообществ разделяется на вертикальную и горизонтальную. В вертикальной структуре могут быть представлены ярусность или вертикальный континуум. В некоторых сообществах выражены микрогруппировки – закономерно повторяющиеся пятна определенного видового состава. Такие мозаики могут быть регенерационными, клоновыми, фитоэнvironmentальными, аллелопатическими или зоогенными.

Для сообществ характерны циклические изменения структуры, связанные с сезонными изменениями климата и его колебаниями в разные годы, биологическими ритмами растений, периодическим влиянием животных и человека.

Биологическая продукция разных фитоценозов меняется от высокой (более $2 \text{ кг/м}^2/\text{год}$ чистой первичной биологической продукции) до низкой (менее $0,25 \text{ кг/м}^2/\text{год}$). Запас фитомассы может быть выше продукции или равен ей. Соотношение надземной и подземной частей фитомассы различается у разных сообществ: надземная фитомасса может превышать подземную в 2 раза или быть меньше ее в 5 и более раз.

Глава 9

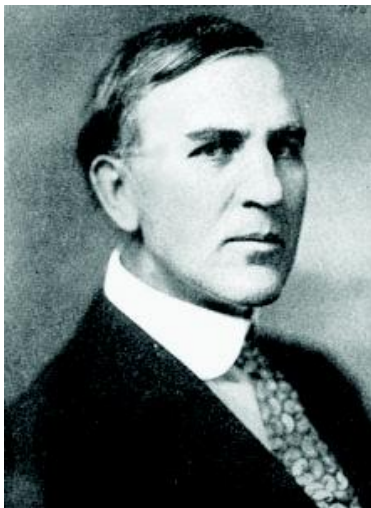
ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНДИНАМИКА)

Под *динамикой растительности (синдинамикой)* понимают различные варианты постепенных направленных (векторизованных) изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют необратимый характер.

Уже рассмотренные обратимые изменения растительности – сезонные, связанные со сменой времен года, или флюктуации (колебания структуры, состава и продуктивности в разные годы) – противопоставляются динамике растительности и рассматриваются как «структура во времени». Эти классы изменений растительности связаны переходом, так как возможны и более длительные циклически изменения, например при регулярно повторяющихся пожарах в лесах. Поэтому в разряд процессов, рассматриваемых как динамика растительности, включаются также и так называемые циклические сукцессии, длительность цикла которых превышает 10 лет [Работнов, 1992].

9.1. История изучения синдинамики

В истории изучения синдинамики различаются три этапа: предыстория, история и современный период. Первый период длился от первых работ XIX века до формулирования Ф. Клементсом в начале XX века представлений об экологической сукцессии и климаксе растительности [Александрова, 1964]. Клементс создал безупречно последовательную концепцию *автогенной* (протекающей по внутренним причинам) экологической сукцессии как четко детерминированного процесса изменения растительности в направлении устойчивого состояния – климакса.



Фредерик Эдвард Клементс
(1874–1945)

В России в первой половине столетия вопросам динамики растительности большое внимание уделял В.Н. Сукачев, который разработал одну из наиболее полных схем типов сукцессий.

Второй период охватывает время от первых работ Р. Уиттекера о *климакс-континууме* [Whittaker, 1953] до работ

1980-х годов, когда отмечался взрыв интереса к проблемам динамики растительности, получивший название «динамического бума» в фитоценологии. «Динамический бум» отражал «социальный заказ» в связи с резко усилившимся влиянием человека на растительность – понять суть происходящих изменений, чтобы прогнозировать их и поставить под контроль.

Уиттекер развил представления о *поликлимakse* Дж. Николса – А. Тенсли формулированием понятия о климакс-континууме (climax-pattern), а затем предложил целую систему климаксов для различных условий. В этот период сукцессию стали понимать как стохастический процесс, который может протекать в соответствии с различными моделями [Connell, Slatyer, 1977].

В третий период, начавшийся в 1990-е годы, представления о «плюрализме климаксов» были дополнены положениями о «плюрализме моделей сукцессии». Стало очевидным, что процессы динамики растительности столь разнообразны, что их нельзя свести к ограниченному числу моделей, предложенных в период «динамического бума».

В табл. 13 указаны принципиальные различия во взглядах на синдимику во время первого и третьего периодов ее развития (период Ф. Клементса и современный период).

Таблица 13

Антиномии представлений о сукцессии Ф. Клементса и его оппонентов

Вопрос	Ф. Клементс	Оппоненты
Характер сукцессии	Жестко детерминированный процесс смены стадий, которым соответствуют группы видов	Стохастический процесс континуальной смены видов; если стадии различаются, то они связаны плавными переходами
Представления о климаксе	Моноклимакс	Сукцессионная система поликлимакса и климакс-континуума
Изменение условий среды в ходе автогенной сукцессии	Условия улучшаются	Условия могут улучшаться, ухудшаться, сохраняться более или менее постоянными
Закономерности изменения видового состава	Самое высокое богатство в климаксовых сообществах	Наиболее богаты видами серийные сообщества предклимаксовых стадий
Закономерности изменения продуктивности и запаса биомассы	Климакс – самое продуктивное сообщество с максимальным запасом биомассы для данного климата	Возможны исключения, и более продуктивными могут быть серийные сообщества
Модель эволюции сообществ	Коадаптационная	Сеткообразная

9.2. Основные формы динамики растительности

Различают три основных класса динамики фитоценозов.

Нарушения фитоценозов. При нарушениях (пожар, горный сель, вырубка леса, разлив большого количества нефти и т.д.; см. раздел 7.2.4) за короткое время уничтожается весь фитоценоз или его часть.

Нарушения служат причиной возникновения восстановительных (вторичных) автогенных сукцессий, интенсивность которых различается в зависимости от особенностей нарушения. При разливе большого количества нефти растительность не восстанавливается десятки лет, но после рубки леса или вспашки процесс восстановления может протекать достаточно быстро и начинается сразу же после того, как прекращено действие фактора, вызвавшего нарушение сообщества.

Сукцессии фитоценозов. Эти постепенные изменения фитоценозов вызываются внутренними (взаимоотношения растений, отношения растений и условий среды) или внешними по отношению к фитоценозам причинами. Первые называются *автогенными*, вторые – *аллогенными*.

Эволюция фитоценозов. Эти изменения подобны сукцессиям. Отличие заключается в том, что в результате сукцессии новые фитоценозы не возникают, и формируются сочетания видов, уже существовавшие в данном районе (сукцессия – это всегда «повторение пройденного»). В ходе эволюции возникают новые фитоценозы.

Эволюция – это не обязательно прогресс и формирование фитоценозов, более богатых видами, чем существующие. В процессе эволюции состав фитоценоза может упрощаться, то есть, как и на организменном уровне, эволюция фитоценозов может быть регрессивной.

В последние столетия основным фактором эволюции фитоценозов, как и всей биосферы в целом, является человек, и в результате эволюции, как правило, появляются обедненные видами фитоценозы.

В табл. 14 приведена классификация сукцессий фитоценозов.

По предложению В.Н. Сукачева [1954] различают по два типа **автогенных** и **аллогенных** сукцессий.

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез и эндоэкогенез. При *сингенезе* изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями. Этот быстрый процесс



Владимир Николаевич Сукачев
(1880–1967)

Таблица 14

Классификация сукцессий фитоценозов

Варианты	Типы и подтипы сукцессий			
	Автогенные		Аллогенные	
	Сингенез	Эндозокогенез	Гейтогенез	Гологенез
<i>По масштабу времени</i>				
Быстрые (десятилетия)	+	–	+	+
Средние (столетия)	–	+	+	+
Медленные (тысячелетия)	–	+	–	+
Очень медленные (десятки тысяч лет)	–	+	–	+
<i>По обратимости</i>				
Обратимые	–	–	+	+
Необратимые	+	+	+	+
<i>По степени постоянства процесса</i>				
Постоянные	+	+	+	+
Непостоянные	–	–	+	+
<i>По происхождению</i>				
Первичные	+	+	–	–
Вторичные	+	+	–	–
<i>По тенденции изменения продуктивности</i>				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
<i>По тенденции изменения видового богатства</i>				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
<i>По антропогенности</i>				
Антропогенные	+	+	+	+
Природные	+	+	+	+

можно наблюдать на богатом субстрате, где под влиянием биологических особенностей растений (банка семян в почве, интенсивного семенного дождя) вначале формируется сообщество из видов с R-стратегией, а затем оно последовательно сменяется сообществами из двулетников и многолетников с RS, RC и RCS.

При *эндозокогенезе* в результате жизнедеятельности растений изменяются условия среды (на скалах формируется почва, зарастает и мелет озеро и т.д.).

Оба типа сукцессий тесно связаны. При сингенезе также происходит изменение условий среды, но роль этих изменений, по сравнению с ролью взаимоотношений растений, незначительна, так как почва не успевает существенно и тем более необратимо преобразоваться. При *эндозокогенезе* взаимоотношения между растениями также оказывают определенное влияние на изменения фитоценоза, но оно слабее влияния биотической трансформации фитоценозом собственной среды обитания.

Аллогенные сукцессии разделяются на **гейтогенез** и **гологенез**. *Гейтогенез* – это локальные изменения конкретных фитоценозов, а *го-*

логенез – изменение фитоценозов в пределах целого ландшафта. Примеры гологенеза: изменение растительности в процессе развития форм рельефа, под влиянием строительства водохранилищ и др.

Сукцессионные процессы, кроме того, классифицируются по следующим критериям:

по масштабу времени – на быстрые, протекающие в масштабе десятилетий; средние, длящиеся столетиями; медленные, продолжающиеся тысячелетиями, и очень медленные (десятки тысяч лет);

по обратимости – на обратимые и необратимые;

по степени постоянства процесса – постоянные и прерывающиеся;

по происхождению – на первичные, когда сукцессии начинаются на субстратах, где никогда не было растительности, и вторичные, то есть те, где растительность была, но разрушена;

по характеру изменения структуры и видового состава – на прогрессивные (в результате сукцессии увеличивается видовое богатство, повышается продуктивность) и регрессивные (в результате сукцессии уменьшается видовое богатство и снижается продуктивность). Как уже отмечалось, между видовым богатством фитоценоза и его продуктивностью нет жесткой положительной зависимости, поэтому иногда при обеднении видового состава продуктивность повышается. В таких случаях по тенденциям изменения видового состава и продуктивности прогрессивные и регрессивные сукцессии различают отдельно;

по антропогенности – на антропогенные (вызванные влиянием человека) и природные (происходящие по естественным причинам).

9.3. Характеристика основных вариантов сукцессий

Разнообразие сукцессий не исчерпывается приведенной классификацией. В этом разделе мы рассмотрим автогенные сукцессии, протекающие в соответствии с одной или несколькими моделями, и различные варианты аллогенных сукцессий.

9.3.1. Простые автогенные сукцессии (с одной моделью)

Разнообразие простых автогенных сукцессий сводится к четырем принципиальным моделям, предложенным Дж. Коннэллом и П. Слэйтиером [Connell, Slatyer, 1977] и Д. Боткином [Botkin, 1981]. Познакомимся с этими моделями.

Модель благоприятствования

В ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды. Поэтому сукцессия протекает как прогрессивная. Именно такие изменения сообществ при зарастании скал изучал Ф. Клементс. В процессе зарастания скал он выделял стадии накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников, деревьев. Растения (и, разумеется, связанные с ними гетеротрофные ор-

ганизмы) в ходе этой сукцессии преобразуют горную породу и создают почву. По мере улучшения условий среды возрастает продуктивность фитоценоза, усложняется его структура (появляется ярусность) и повышается альфа-разнообразие.

Этой же модели соответствует естественный процесс зарастания отвалов пустой породы от горных разработок, если порода пригодна как субстрат для жизни растений. В противном случае человек помогает началу сукцессии, покрывая поверхность породы слоем гумусированной почвы или торфа. Ускорить сукцессию в соответствии с моделью благоприятствования можно высевом травосмеси или внесением удобрений (это практиковали американские экологи при восстановлении растительности после нефтяных разработок на Аляске).

Модель толерантности

В ходе сукцессии смена видов происходит в результате ухудшения условий среды.

Сукцессии, протекающие по этой модели, распространены в природе не менее часто, чем сукцессии, соответствующие модели благоприятствования. Как правило, это сингенетические сукцессии, которые наблюдаются тогда, когда растения заселяют местообитания с исходно благоприятными условиями среды. Для таких сукцессий характерны постепенное расходование ресурсов, ухудшение условий среды и усиление конкуренции между растениями. В результате, смена видового состава происходит в направлении усиления роли видов с выраженным свойством патиентности.

Примером проявления модели толерантности может служить сукцессия на вырубке. Если рубка используется в качестве сенокоса или пастбища, то лес не восстанавливается, а формируются сенокосные и пастбищные травостои, типичные для данной зоны. При этом крупнотравье, которое развивается вследствие минерализации лесной подстилки и корней вырубленных деревьев (*Chamerion angustifolium*, *Filipendula ulmaria*), сменяют злаково-разнотравные фитоценозы с участием видов рода *Calamagrostis*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*.

По мере того как с урожаем из почвы выносятся ЭМП, происходит постепенное снижение продуктивности травостоя и замещение крупных луговых злаков мелкими лесными злаками – *Agrostis tenuis*, *Briza media*, *Anthoxanthum odoratum*. Если продолжается интенсивное сенокосение, то сукцессия приводит к формированию травостоя белоуса (*Nardus stricta*). Если рубка используется как пастбище, то преобладают виды рода *Alchemilla*. Описанные сукцессии, протекающие по модели толерантности, нежелательны. Применяя минеральные удобрения и правильно используя рубки, можно воспрепятствовать этому процессу и задержать сукцессию на стадии ценных в кормовом отношении продуктивных злаков.

Сукцессии по модели толерантности протекают и при самовосстановлении елового леса, когда вначале появляются растения-«няни»

(ольха, березы, ивы), а затем под их пологом – устойчивая к затенению и, следовательно, с более выраженным свойством пациентности ель. Под пологом ели развиваются еще большие пациенты – мхи и теневыносливые кустарнички и травы.

В.В. Скрипчинский [1983] использовал модель толерантности для воссоздания исчезнувших лесных фитоценозов в Ставропольском ботаническом саду. Вначале он высаживал деревья, затеняя их при необходимости фанерными щитами, а затем под их полог – кустарники и травы. В результате по сохранившимся описаниям удалось воспроизвести практически полные копии уже исчезнувших в Ставрополье типов лесных фитоценозов.

Модель толерантности проявляется и при сукцессии травосмеси, когда по мере развития травостоя происходит усиление конкуренции между растениями. Сегетальные и рудеральные виды, которые характерны для посевов трав первого-второго года жизни, исчезают, и в травостой начинают внедряться более устойчивые к конкуренции и способные к дифференциации экологических ниш виды из естественных луговых или степных фитоценозов [Миркин, Горская, 1989].

Этот же процесс происходит при формировании так называемых «агrostепей» (см. раздел 9.4.2), когда рассеивается сено-семенная смесь, заготовленная в степном сообществе. Вначале за счет почвенного банка семян развиваются однолетние, а затем двулетние рудеральные виды, которые с третьего года начинают вытесняться степными видами. Степные виды развиваются более медленно и, обладая более высокой конкурентной способностью, постепенно занимают ниши, вытесняя рудеральные виды.

Модель ингибирования

Сукцессия приостанавливается, не достигнув терминальной стадии климакса, поскольку в фитоценозе появляются виды, которые создают условия, непригодные для поселения новых видов.

Такие сукцессии имеют место в Англии на гаях, где развивается густой покров мха кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Семена деревьев не достигают поверхности почвы, и фитоценозы десятки лет существуют в состоянии зеленомошной гари. Аналогичный процесс происходит в пустынях Средней Азии, где при отсутствии выпаса поверхность почвы покрывается плотной коркой из мхов и водорослей, называемой «карахарсанг» [Нечаева, Мухаммедов, 1991]. В результате нарушается семенное возобновление пустынных деревьев и кустарников и происходит деградация всей экосистемы.

И на гари, и в пустыне сукцессия по модели ингибирования происходит потому, что из экосистем исключаются животные. Если моховую гать посещают олени, то они копытами нарушают моховой покров, и создаются регенерационные ниши для возобновления деревьев. Подобным же образом в пустыне пасущиеся верблюды или овцы создают регенерационные ниши для поселения растений.

В последние годы появились работы о таких «задержанных» (arrested) сукцессиях [Kulmatiski, 2006; Sonnier et al., 2010]. В работе Н.М. Сайфуллиной и др. [2008] описана «задержанная» сукцессия на месте заброшенных населенных пунктов в горно-лесной зоне Южного Урала вследствие массового развития *Urtica dioica* и некоторых других рудеральных видов. Крапива, разрастающаяся на обогащенных нитратами почвах, может удерживаться десятки лет и препятствует процессу лесовосстановления.

Модель нейтральности

Сукцессия протекает как популяционный процесс, а роль взаимодействия популяций растений незначительна.

Такие сукцессии крайне редки, причем, если видовой состав конкретной стадии сукцессии определяется популяционными механизмами (биологическими особенностями видов), количественные соотношения видов (т.е. структура) в большей степени зависят от взаимоотношений популяций и отражают процессы в соответствии с моделью благоприятствования или толерантности.

9.3.2. Сложные автогенные сукцессии (со сменой модели)

В большинстве случаев процесс сукцессии на разных стадиях протекает в соответствии с разными моделями. Чаще всего процесс начинается с модели благоприятствования (за счет улучшения условий среды, эффекта группы и других форм положительных взаимоотношений) или нейтральности и заканчивается моделью толерантности.

На самых ранних стадиях конкуренция между растениями ослаблена, в дальнейшем, даже в случае сильной биотической трансформации местообитания в направлении улучшения условий и развития сукцессии по типу прогрессивной, конкуренция обостряется.

Сукцессии при формировании болот

Примером сукцессии со сменой модели является процесс зарастания озера и последующего развития на месте озера верхового болота. Вначале, когда чаша озера заполняется отмирающими растениями и повышается уровень дна, условия для роста растений могут улучшиться, и на смену плавающим макрофитам – рдестам (р. *Potamogeton*), телорезу (*Stratiotes aloides*), ряскам (р. *Lemna*) – приходят высокие полупогруженные растения-амфибии – тростник (*Phragmites australis*), рогоз (*Typha latifolia*), хвощ болотный (*Equisetum palustre*). Постепенно озеро окончательно зарастает и превращается в болото, на котором начинается процесс накопления торфа и поселяются осоки (р. *Carex*), ива пепельная (*Salix cinerea*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*). Такое болото называется низинным, или эвтрофным (богатым).

Год от года слой торфа увеличивается, и корни растений уже не достигают почвы и переходят на питание за счет торфа. Минерализация

торфа происходит медленно и не до конца, поэтому каждому новому поколению растений достается все меньше ЭМП. На смену растениям, требовательным к условиям питания, приходят виды, приспособленные к росту в условиях ограниченных ресурсов ЭМП – береза пушистая (*Betula pubescens*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), сабельник болотный (*Comarum palustre*). Таким образом формируется переходное болото.

При дальнейшем нарастании торфяного слоя условия питания еще больше ухудшаются, и все болото покрывается сфагновыми мхами. Переходное болото превращается в верховое. На нем появляется толерантная форма сосны, а также клюква (*Oxycoccus palustris*) и другие растения из семейства вересковых – багульник болотный (*Ledum palustre*), болотный мирт (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*).

Постгляциальные сукцессии

Другой пример сукцессий со сменой модели – постгляциальные сукцессии в арктическом фиорде Глейцер-Бей [Chapin et al., 1994]. При освобождении побережья фиорда ото льда происходит сукцессия с четырьмя стадиями:

1) *пионерная стадия* (до 20 лет) – поверхность субстрата покрывается «черной коркой» из азотфиксирующих цианобактерий, гаметофитов *Equisetum variegatum*, лишайников, печеночников, на фоне которых рассеянно встречаются кустарничек *Dryas drummondii*, отдельные экземпляры ивы (*Salix* sp.), тополя (*Populus trichocarpa*), ели (*Picea sitchensis*) и ольхи (*Alnus sinuata*); таким образом, эта стадия содержит практически все виды, которые станут основными ценозообразователями на последующих стадиях сукцессии, что соответствует «модели инициального флористического состава» Ф. Иглера [Egler, 1954];

2) *стадия дриады* (между 20 и 30 годами) – вся поверхность покрыта ковром кустарничка, в котором рассеяны экземпляры ив, тополей, елей и ольхи;

3) *стадия ольхи* наступает после 50 лет и продолжается до 100 лет;

4) *стадия ели* начинается после 100 лет (изучалась до 230 лет).

В табл. 15 показаны изменения почв в ходе сукцессии, биологические особенности доминантов разных стадий и ранговые оценки вклада разных факторов в управление сукцессией с подразделением их на благоприятствующие и ингибирующие.

В ходе сукцессии происходит процесс формирования почвы и ее обогащение органическим веществом и азотом, а смена видов идет в направлении повышения их высоты, интенсивности семеношения, увеличения веса семян и длительности их жизни. Интенсивность семенного дождя на стадиях доминирования ольхи и ели составляла соответственно 5000 и 80 000 семян на 1 м². Механизмы процесса смены видов имеют сложный характер и не могут быть сведены ни к модели благоприятствования, ни к модели ингибирования.

Таблица 15

Некоторые характеристики стадий первичной сукцессии в фиорде Глейцер-Бей (по [Chapin et al., 1994])

Характеристика	Стадии сукцессии			
	I	II	III	IV
<i>Почвы</i>				
Мощность горизонтов A ₂ +B (см)	5,2	7,0	8,8	15,1
Содержание азота (г/м ²)	3,8	5,3	21,8	53,3
Плотность корней в слое 0–10 см (на 1 дм ²)	0	+	9,6	11,5
Количество опада (г/м ² , год)	1,8	3,0	307	
<i>Доминанты сообществ</i>				
Максимальная высота (м)	0,3	0,1	4	40
Возраст при первом семеношении (годы)	1–2	6–8	8–10	30–50
Продолжительность жизни (годы)	20	50	100	700
Средний вес семени (мг)	72	97	494	2694
<i>Факторы благоприятствования</i>				
Обогащение почвы азотом	+	++	+++	–
Микоризообразование	+	++	+++	++
Улучшение условий прорастания семян	–	–	–	+
Улучшение условий приживания всходов	+	–	–	–
<i>Факторы ингибирования</i>				
Ухудшение условий прорастания семян	+	++	++	–
Ухудшение условий приживаемости всходов	–	+	++	+++
Гибель семян	–	+	++	+++
Конкуренция за свет	–	+	++	+++
Конкуренция за почвенные ресурсы	–	–	+	++

Смена модели благоприятствования моделью толерантности характерна и для районов с теплым климатом. Там при зарастании лавовых потоков [Mueller-Dombois, 1981; del Moral et. al., 1995], на которых на первых стадиях развития растительности условия улучшаются за счет бобовых растений (в особенности из рода *Lupinus*), а в дальнейшем вступает в силу механизм конкуренции и дифференциации ниш.

Наконец, в изменяющемся фитоценозе могут параллельно идти сукцессии по разным моделям. Например, в мозаичном фитоценозе при «карусели», описанной Р. Теркингтоном (см. раздел 8.2.2), в одной микрогруппировке виды сменяются по модели благоприятствования (в пятне бобового растения), а в другой – по модели толерантности (в пятне злака).

9.3.3. Аллогенные сукцессии

Аллогенные сукцессии протекают под влиянием внешнего фактора, который действует на фитоценоз. Если влияние фактора прекращается, то прекращается и аллогенная сукцессия – ей на смену приходит автогенная восстановительная.

Как уже отмечалось, аллогенные сукцессии могут быть гейтогенетическими и гологенетическими, причем чаще всего они соответствуют

модели толерантности: по мере ухудшения условий среды происходит смена видов в направлении их более высокой патиентности к фактору, вызвавшему сукцессию. Реже аллогенные сукцессии протекают по модели благоприятствования, например при удобрении лугов или эвтрофикации (повышении содержания в воде ЭМП) водоемов. Но в этом случае происходит уменьшение видового богатства фитоценозов.

Гологенетические сукцессии

Гологенетические сукцессии – это сопряженные изменения растительности ландшафта под влиянием внешних причин. Они могут быть *природными* и *антропогенными*.

Примером *природного гологенеза* являются изменения растительности при развитии речной долины. Каждый год река углубляет русло (базис эрозии), и за счет наилка паводковых вод повышается поверхность поймы. Кроме того, при постепенном изменении русла реки (меандрировании) разрушается часть высокого берега и наращивается песчаный пляж. В результате, на вновь намываемых местообитаниях формируются пионерные (первичные) сообщества, которые по мере отдаления от них реки и повышения уровня изменяются в ходе сукцессии.

На рис. 12 показаны зоны речной поймы средней полосы России: пионерных сообществ (заросли белокопытника настоящего – *Petasites spurius*, костреца безостого – *Bromopsis inermis*, вейника наземного – *Calamagrostis epigeios*), пояса ивняков, тополей, вязового и липово-дубового леса. К террасе примыкает так называемая притеррасная пойма – область выклинивания грунтовых вод, где формируются низинные болота из ольхи черной (*Alnus glutinosa*).

По мере развития поймы и меандрирования реки происходит смена растительности по ряду: пионерные группировки – ивняк – тополевый лес – вязовый лес – липово-дубовый лес. Человек может ускорять эту сукцессию, если будет вырубать леса в водосборе. При этом в пойму с весенними водами будет поступать большее количество смытой почвы, паводки будут более высокими, и процесс разрушения и созидания поймы активизируется. Облесением водосбора человек может, напротив, снизить скорость процесса развития речной долины. Если он уничтожит лес в пойме и превратит эти участки в естественные кормовые угодья или займет их пашней, то сукцессия будет протекать иначе. Однако в любом случае процесс развития долины с повышением уровня старых частей поймы повлияет на характер растительности.

Примером *антропогенного гологенеза* является изменение растительности под влиянием строительства гидротехнических сооружений. Водохранилище изменяет климат, который становится более мягким. Выше плотины происходит подтопление почв, поэтому леса и травяная растительность сменяются фитоценозами, устойчивыми к высокому уровню грунтовых вод (вместо липово-дубовых лесов развиваются

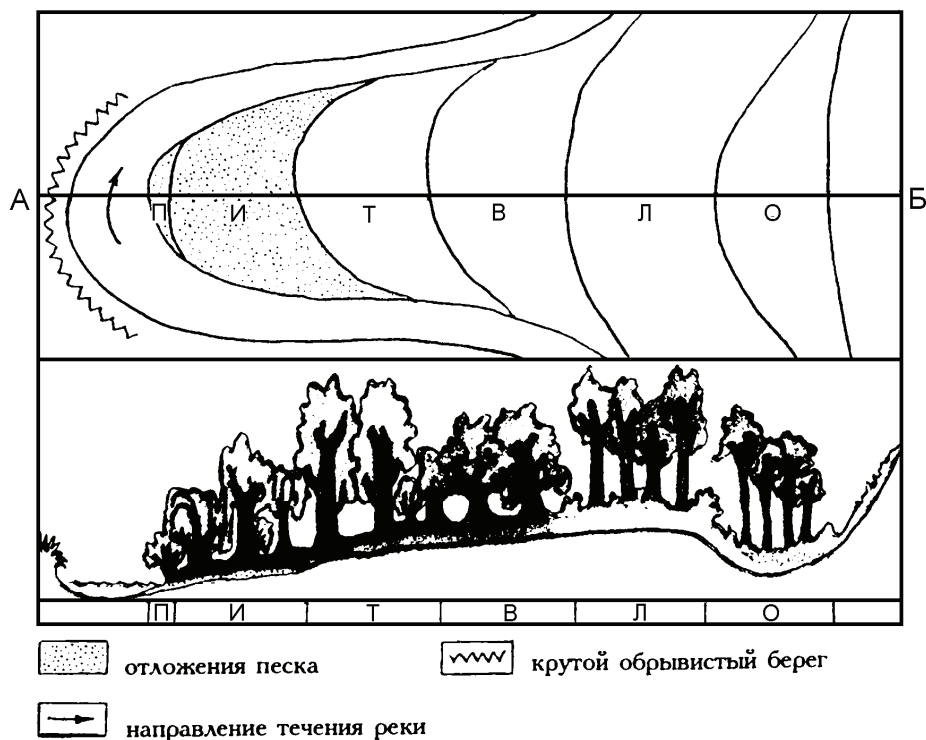


Рис. 12. Зоны речной поймы средней полосы Европейской части России: П – пионерных сообществ, И – ивы, Т – тополя, В – вяза, Л – липы, О – черной ольхи; в нижней части рисунка – поперечный профиль по линии А–Б

ольшаники, а вместо сухих лугов и степей – осоковые болота). Ниже плотины происходит иссушение поймы, а в южных районах еще и засоление почв.

Оба рассмотренных примера показывают основную особенность го-логенеза: под влиянием внешних факторов изменяется совокупность растительности обширных территорий, причем изменения состава разных фитоценозов взаимосвязаны.

Гейтогенетические сукцессии

Гейтогенетические сукцессии – это изменения отдельных фитоценозов, на которые действует внешний фактор. Приведем некоторые примеры.

Сукцессии под влиянием выпаса. Это самый распространенный вариант сукцессии. Связанные с избыточным поголовьем скота перевыпас и обеднение фитоценозов – сегодня одни из самых тяжелых последствий хозяйственной деятельности человека.

Выпас действует на травянистые фитоценозы двояко: прямо – избирательно скосываются растения, и косвенно – через уплотнение почвы

и изменение ее водно-воздушного и солевого режима [Работнов, 1984]. В результате, высокотравные и малоустойчивые к выпасу растения сменяются пастбищным низкотравьем — подорожником средним (*Plantago media*), клевером ползучим (*Trifolium repens*), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*), лапчаткой гусиной (*Potentilla anserina*) и др. При этом уменьшается видовое богатство фитоценоза, упрощается структура, снижается общее проективное покрытие. Сукцессия при сильном выпасе (перевыпасе) называется *пастбищной дигрессией*. В результате ее продуктивность травостоев может снижаться в 10 раз и более. Воспрепятствовать столь нежелательным последствиям можно внедрением пастбищеоборота, при котором нагрузка скота на пастбище нормируется и разным участкам периодически предоставляется отдых.

На рис. 13 показан пример пастбищной дигрессии травостоя степного фитоценоза.

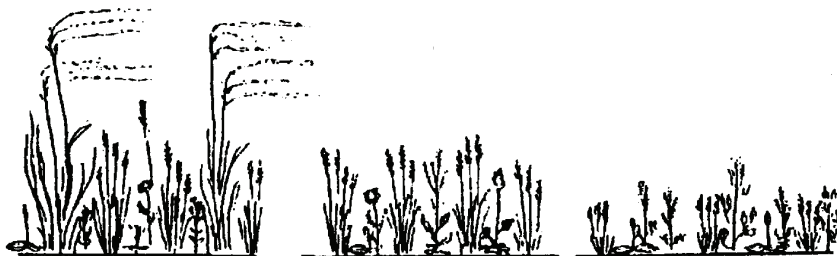


Рис. 13. Пример пастбищной дигрессии степного фитоценоза

Рекреационные сукцессии. Эти сукцессии протекают в растительности под влиянием отдыха людей [Рысин, 2006]. Основной фактор — вытаптывание, и потому рекреационные сукцессии сходны с пастбищной дигрессией, отличие только в том, что отбор идет на устойчивые к вытаптыванию виды без учета их кормовых качеств.

В лесах рекреационная сукцессия вначале захватывает травяной ярус, в котором лесные виды трав замещаются более устойчивыми к вытаптыванию луговыми растениями. Разрушается подстилка — важная составляющая лесных экосистем. На первых стадиях сукцессии видовое богатство фитоценозов повышается. При усилении вытаптывания видовое богатство снижается, начинают преобладать растения розеточных форм, сукцессия захватывает подлесок и даже древесный ярус, так как уплотнение почвы препятствует возобновлению деревьев, ухудшает их состояние и может привести к усыханию древостоя.

Правильной организацией территории (обозначение пешеходных троп, отведение специальных площадок для игр, обустройство мест отдыха и т.д.) можно удержать сукцессию на ранних стадиях, на которых при достаточно интенсивном отдыхе формируется разреженный парковый лес с травяным ярусом лугового типа.

Сукцессии под влиянием радиации. На экспериментальном полигоне на острове Лонг Айленд (США) эти сукцессии изучали Г. Вудвелл и Р. Уиттекер [Whittaker, Woodwell, 1973]. С повышением радиационной нагрузки, которая задавалась гамма-излучателем, изменения растительности шли в обратной последовательности к сукцессии по модели благоприятствования при зарастании скал. Вначале исчезали деревья, потом кустарники, затем травы, мхи и лишайники. В окрестностях Чернобыльской АЭС после катастрофы также произошло усыхание деревьев (эту зону называли «бурым лесом»), но кустарники и травы сохранились, то есть сукцессия дошла до первой стадии.

Уникальные данные о восстановлении растительности после испытаний ядерных зарядов на Семипалатинском полигоне, расположенном в зоне сухих степей, привела Б.М. Султанова [2013]. На этом полигоне с 1949 по 1989 годы было проведено 480 взрывов (наземных, воздушных, подземных). Влияние этих испытаний на растительность в целом соответствовало концентрической схеме, описанной Г. Вудвеллом и Р. Уиттекером. Однако специфика полупустынной зоны, где расположен полигон, определила характер радиационной сукцессии. Максимальная радиорезистентность была выявлена у *Artemisia frigida*, которая единично появилась при МЭД* 10000–13800 мкР/ч. При уровне МЭД 6000–8000 мкР/ч формируются разреженные микрогруппировки из *Psathyrostachys juncea*, *Heteropappus altaicus*, *Stipa sareptana*, *Festuca valesiaca*. При дальнейшем снижении уровня радиации постепенно формировались разреженные маловидовые сообщества сухих степей. К перечисленным видам добавились *Ephedra dicstachya*, *Kochia scoparia*, *K. sieversiana*, *Artemisia scoparia*, *Stipa capillata* и др.

Управление аллогенными сукцессиями проводится человеком путем экологического нормирования, то есть регулированием нагрузки на фитоценоз того фактора, который вызывает сукцессию. За предельно допустимую принимается такая нагрузка фактора, при которой состав фитоценоза в ходе сукцессии изменился на 50% (один полусмен, НС – half change). Считается, что если в фитоценозе сохранилась хотя бы половина видов, то после прекращения действия фактора, вызвавшего аллогенную сукцессию, фитоценоз может самовосстановиться в результате вторичной восстановительной автогенной сукцессии (демутации).

Внешние воздействия, вызывающие аллогенные сукцессии, могут сложно опосредствоваться в режиме ценологических отношений, причем в роли посредников между абиотическими факторами и растениями могут выступать также и гетеротрофные компоненты. Известно, что эмиссия азота из атмосферы с кислыми дождями не только дает преимущество в конкуренции нитрофилам (как правило, рудеральным заносным видам), но и может привести к выпадению из сообщества видов, активно усваивающих азот, за счет повышения поедаемости их

* Максимальная экспозиционная доза.

фитофагами. Вереск (*Calluna vulgaris*) при «удобрении» азотом кислых дождей почти полностью выедается жуком *Lochmaea suturalis*, число особей которого может достигать 2000 на 1 м².

9.3.4. Сукцессии сложной автогенно-аллогенной природы

Возможны сукцессии, в которых изменение растительности вызвано одновременно и внутренними и внешними факторами, причем их роль на разных стадиях сукцессии может быть различной (чаще всего роль внутренних факторов возрастает на последних стадиях таких сложных сукцессий). Примером могут служить уже рассмотренные сукцессии растительности речных пойм. На первых стадиях гологенетической сукцессии состав видов определяется преимущественно аллогенными причинами интразонального характера (поемностью и аллювиальностью). В дальнейшем, по мере выхода участков поймы из сферы заливания сукцессия, приобретая черты автогенной, приводит к сообществам, равновесным с климатом. Таким образом, сукцессия, соответствующая модели толерантности, как бы высвобождается из-под влияния аллогенного пресса мощных наилоков. Уникальные данные для сукцессий этого типа привел К. Прах [Prach, 1994], который составил схему дивергенции сукцессий в разных условиях пойм северо-западных Гималаев.

Чисто биотическая трансформация местообитания может протекать на фоне экзогенных процессов физического выветривания породы, вымывания подвижных форм ЭМП и т.д. Пример такой «мнимой» модели благоприятствования – сукцессии грязевых вулканов Крыма [Иванов и др., 1989]. В таких вулканах (высотой 5–10 м) из кратеров выбрасывается горячая грязевая масса, называемая брекчийей. В этом случае биотическая трансформация местообитаний, формируемых отложениями брекчий, протекает на фоне активно развивающегося процесса их промывания.

9.4. Экспериментальные сукцессии

При изучении закономерностей сукцессий большую роль сыграли экспериментальные сукцессии, которые либо вызываются человеком, либо в той или иной мере им программируются и управляются. В последнем случае либо регулируется скорость процесса, либо в ходе сукцессии в ее состав вводятся доминанты, изменяющие этот эндогенный процесс. Обзор состояния этих исследований можно найти в монографии Т.А. Работнова [1998]. Рассмотрим некоторые варианты этих сукцессий.

9.4.1. Сукцессии на залежах

Такие сукцессии охарактеризованы чешскими исследователями [Succession..., 1990] на основе анализа данных о 110 залежах Чехии возрастом от 1 до 57 лет в разных условиях увлажнения и обширной

литературы по описанию аналогичных процессов в растительности других районов. Ими сформулированы основные закономерности сукцессии на залежах:

- сукцессия носит нелинейный характер;
- скорость сукцессии убывает;
- флористический состав меняется более интенсивно, чем доминанты;
- влияние пионерных стадий на более поздние достаточно слабое;
- в ходе сукцессии снижается роль мелкомасштабной вариации условий среды и возрастает роль заноса зачатков.

При переходе от пионерных стадий к более поздним, ослабевает роль R-стратегов, имеющих банки семян в почве, и возрастает роль попадающих в сообщество из окружающих его пространств видов, в стратегическом арсенале которых представлены свойства C и S. Сукцессии носят дивергентный характер, так как сообщества R-модели обладают более широкой амплитудой распространения по факторам экологической среды, чем сообщества C–S-моделей и C–R–S-моделей, которыми завершаются сукцессии на залежах.

9.4.2. Сукцессии в «агростепи»

Модель «инициального флористического состава» Ф. Иглера, когда уже на первой стадии сукцессии имеются все виды и в дальнейшем лишь меняется их количественное соотношение, наиболее полно воспроизводится при другом варианте экспериментальных сукцессий, использованных для восстановления растительности методом создания «агростепей», предложенным Д.С. Дзыбовым [1982, 1991, 1995, 2010]. Этот метод основан на работах Дж. Кертиса по восстановлению прерий штата Висконсин [Howell, Stearn, 1993].

Дж. Кертис высевал смесь семян, собранных в естественном сообществе (это используется и сегодня в Великобритании [McDonald, 1993]), а Д. Дзыбов – сено-семенную смесь, скошенную в два срока, чтобы обеспечить попадание в «инициальный флористический состав» всех видов эталонного сообщества, которое воссоздается как «агростепь».

Метод нашел своих последователей в разных районах России и обладает высокой эффективностью при условии, что «агростепь» воссоздается примерно в тех же почвенно-экологических условиях, в которых сформировался участок степи-эталона, использованный для заготовки сено-семенной смеси. Опыт восстановления злаковников рассеиванием сено-семенной смеси накоплен в Германии [Kiehl et al., 2008; Kiehl, 2010] и Италии [Scotton et al., 2009].

В отличие от залежных сукцессий, при которых сообщества, близкие к исходным, формируются через 15–20 лет (хотя могут существенно отличаться от исходных обедненностью видового состава при отсутствии источников, из которых доставляются семена), в «агростепи»

уже к 4–5-му году присутствуют до 80% видов эталонного сообщества. Формирование «портретной модели» эталонного сообщества (т.е. воспроизведение количественного соотношения видов) требует большего времени. К сожалению, сам Дзыбов, который провел десятки экспериментов, не проводил детального описания сукцессии.

В табл. 16 показан фрагмент хроноклина сукцессии одного из вариантов «агростепи», который был создан в условиях Башкирского Зауралья [Абдуллин, Миркин, 1995].

Таблица 16

Фрагмент хроноклина изменения видового состава в ходе сукцессии при создании «агростепи» в Башкирском Зауралье (0 – вид отсутствует; 1 – покрытие до 5%; 2 – покрытие 6–15%)

Виды	Год жизни «агростепи»				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1	1	0	0	0
<i>Berteroa incana</i>	1	1	0	0	0
<i>Atriplex nitens</i>	2	1	0	0	0
<i>Sonchus asper</i>	1	1	0	0	0
<i>Artemisia vulgaris</i>	1	1	0	0	0
<i>Matricaria perforata</i>	1	1	1	1	0
<i>Avena fatua</i>	2	1	1	1	0
<i>Verbascum phoeniceum</i>	0	0	1	1	1
<i>Echinops ritro</i>	0	0	1	1	1
<i>Lepidium ruderales</i>	0	0	1	1	1
<i>Festuca rubra</i>	0	0	1	1	1
<i>Festuca pratensis</i>	0	0	1	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	0	0	0	1	1
<i>Vicia cracca</i>	0	0	0	1	1
<i>Campanula patula</i>	0	0	0	1	1
<i>Pedicularis uralensis</i>	0	0	0	1	1
<i>Festuca valesiaca</i>	0	0	1	1	1
<i>Festuca rupicola</i>	0	0	1	1	1
<i>Asparagus officinalis</i>	0	0	1	1	1
<i>Stipa zalesskii</i>	0	0	0	0	1
<i>Stipa pennata</i>	0	0	0	0	1
<i>Stipa tirsia</i>	0	0	0	0	1
<i>Carex pediformis</i>	0	0	0	0	1
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	1	1	1
<i>Taraxacum officinale</i>	1	1	1	1	1

Сукцессия протекает по той же схеме, что и залежная, но гораздо интенсивнее, причем модель нейтральности проявляется только на самых первых стадиях, а далее процесс продолжается в соответствии с моделью толерантности. Внедрение видов происходит в условиях все более интенсивной диффузной конкуренции при заполнении пространства ниш конкурентно мощными видами стратегии C–R–S. Виды более поздних стадий сукцессии обладают более высокой способностью к сосуществованию за счет расхождения по разным нишам.

9.4.3. Сукцессии в травосмесях

Травосмеси, используемые для создания кормовых угодий, газонов или задернения промышленных отвалов, – наиболее традиционный объект российской экспериментальной фитоценологии [Дохман, 1979; Миркин, Горская, 1989]. Механизмы их сукцессии не могут быть сведены к одной модели. Состав травосмеси меняется на разных стадиях в соответствии с разными моделями:

нейтральности – под влиянием различных жизненных циклов, когда сукцессия протекает как популяционный процесс;

ингибирования – при появлении доминанта с высокой виолентностью, который как бы «останавливает» сукцессию;

толерантности – когда условия для внедрения новых видов ухудшаются вследствие повышения уровня фитоценотической замкнутости и ограничения потребления ресурсов; каждый новый вид, чтобы войти в сукцессию, должен обладать более высокой толерантностью к этому режиму, которая проявляется в способности к тонкой дифференциации ниш.

При очень длительных (свыше 20 лет) сукцессиях в травосмеси могут улучшаться условия почвенного питания за счет минерализации накопленных ранее корней, при этом продуктивность травосмеси возрастает [Лопатин, 1988]. Таким образом, в данном случае на модель толерантности с «упаковкой» ниш внедряющихся видов может накладываться модель благоприятствования. Уже отмечалось, что понимание сукцессии как сложного «полимодельного» процесса соответствует представлениям теории НОР периода после «динамического бума».

Сукцессия травосмесей – непрерывный процесс, который может быть разделен на три стадии:

инициальную стадию господства эксплерентов (R-стратегов) за счет стимуляции обработкой почвы прорастания семян и развития вегетативных зачатков в почве; если созданию травосмеси предшествовало пахотное использование почвы, то обычные эксплеренты – это полевые (сегетальные) сорняки, если осваивается целина, то это виды-рудералы; продолжительность стадии один-два года; при очень высоких нормах высева культурных трав (например, в практике газонного хозяйства) стадия может быть практически не выражена;

стадию доминирования культурных компонентов, то есть период «продуктивного долголетия травосмеси»; длительность его может составлять от одного-двух до десяти лет и более; продление второй стадии – конечная цель работ луговодов по оптимизации состава травосмесей; при многовидовой травосмеси состав доминантов на этой стадии последовательно меняется;

стадию внедрения спонтанных видов – луговых и степных, напоминающую сукцессию на залежи; обогащение состава травостоя постепенно приближает его к естественным или полуестественным (сформировавшимся из естественных сообществ при режиме удобрения)

травостоям, что ведет к конвергенции ботанического состава и структуры различных травосмесей, выращенных в одних и тех же почвенно-климатических условиях.

В зависимости от степени соответствия высеянных видов условиям почв и климата, а также режиму удобрений меняется время продуктивного долголетия, определяемого по продолжительности второй стадии (от 2–3 до 30 лет).

9.4.4. Рекультивационные сукцессии при техногенных нарушениях

Рекультивационные сукцессии – это естественные или принудительные изменения растительности на месте «ран», нанесенных биосфере хозяйственной (в первую очередь промышленной) деятельностью человека – при горных разработках, добыче нефти и газа, на золотвалах и т.п.

Техногенные нарушения естественной растительности весьма разнообразны и зависят от фактора, вызвавшего нарушение, как и от субстрата, сформировавшегося после нарушения (т.е. степени его пригодности для автогенной восстановительной сукцессии), наличия источников семян в самом нарушенном субстрате (нарушение участка естественной растительности, у которого хотя бы частично сохранен верхний слой почвы с банком семян).

В условиях сравнительно плодородных пород, выносимых на поверхность горных разработок, благоприятного климата и наличия источников семян в окружающих сообществах процесс самозарастания происходит достаточно интенсивно, и к 10–15 году сукцессии поверхность субстрата может быть уже покрыта практически сплошным дерном трав и даже разреженным пологом деревьев и кустарников. В иных условиях процесс самозащеления может быть столь медленным, что необходимо вмешательство человека для имитации модели Ф. Иглера (высев смеси семян или использование для экранирования техногенного субстрата почвы с банком семян) или модели благоприятствования (улучшение условий среды путем экранирования субстрата слоем торфа, использование удобрений и т.д.).

В табл. 17 приведен фрагмент хроноклина рекультивационной сукцессии на отвалах разных пород в Якутии. В этих условиях процесс восстановления растительности протекает достаточно медленно, причем даже на отвалах с возрастом свыше 20 лет растительность этих техногенных участков еще мало чем напоминает окружающую их лиственничную тайгу.

9.4.5. Другие варианты экспериментальных сукцессий

Заканчивая рассмотрение экспериментальных сукцессий, в основе которых лежит имитация тех или иных моделей, характерных для аналогичных процессов в естественных условиях, упомянем еще три варианта такой динамики: изменение луговых сообществ под влиянием

Таблица 17

Изменение постоянства видов в ходе восстановительной сукцессии на отвалах в Якутии (по [Миронова, 1999], фрагмент)

Вид	Стадии сукцессии (годы)				
	До 5	6–10	11–15	16–20	Более 20
<i>Trifolium lupinaster</i>	0,12	0,10	0,14	0,08	0,26
<i>Elymus kronokensis</i>	0,86	0,05	0,50	0,88	0,20
<i>Astragalus schelichowii</i>	0,84	0,70	0,26	0,84	0,02
<i>Vicia cracca</i>	0,82	0,44	0,56	0,70	0,46
<i>Tanacetum vulgare</i>	0,96	0,70	0,42	0,54	0,42
<i>Agrostis sibirica</i>	0,88	0,22	0,70	0,20	0,34
<i>Potentilla supina</i>	0,84	0,20	0	0,34	0
<i>Trifolium repens</i>	0,78	0,06	0,04	0,16	0,56
<i>Puccinellia hauptiana</i>	0,50	0	0	0	0
<i>Chamerion angustifolium</i>	0,48	0,80	1,00	0,76	0,20
<i>Trifolium pratense</i>	0,56	0,24	0,96	0,50	0,64
<i>Euphrasia jacutica</i>	0,28	0,04	0,88	0,36	0,42
<i>Equisetum arvense</i>	0,32	0,02	0,56	0,04	0,12
<i>Salix viminalis</i>	0,14	0,52	0,54	0,50	0,10
<i>Astragalus fruticosus</i>	0	0	0	0	0,66
<i>Pinus silvestris</i>	0	0,08	0,12	0,06	0,44
<i>Plantago media</i>	0,02	0	0	0,02	0,38
<i>Achillea millefolium</i>	0	0,02	0	0,12	0,80
<i>Scutellaria galericulata</i>	0	0	0	0	0,48
<i>Elytrigia repens</i>	0,78	0,22	0,06	0,14	0,74
<i>Silene repens</i>	0,18	0,10	0	0,06	0,16
<i>Populus suaveolens</i>	0,12	0	0	0	0,12
<i>Chenopodium album</i>	0,10	0	0	0	0,16
<i>Duscheckia fruticosa</i>	0	0,10	0	0,02	0,12

удобрений (эти сукцессии специально рассмотрены в уже цитированной сводке Т.А. Работнова [1998]), создание искусственных лесных насаждений при использовании модели толерантности и создание «агропустынь».

Удобрение естественных луговых экосистем чаще всего повышает их биологическую продуктивность, но снижает разнообразие, так как основное пространство ниш захватывают нитрофильные злаки, которые вытесняют менее конкурентные виды из травостоев вследствие проявления «центробежной модели» [Keddy, 1992] (вытеснения слабых видов к периферии экологического пространства).

Этот процесс развивается очень быстро: видовое богатство может снижаться в два раза даже после двух лет применения удобрений в умеренных зонах (60 кг/га действующего вещества азота). Весьма интересно, что после прекращения внесения удобрений видовое богатство удобренных лугов восстанавливается тем быстрее, чем меньше были дозы удобрений. Для восстановления исходного видового богатства лугов, получавших в течение четырех лет от 50 до 200 кг/га (в дейст-

вующем веществе) минеральных удобрений, потребовалось соответственно от 3 до 9 лет [Mountford et. al., 1996].

Уже упоминавшиеся опыты Скрипчинского дали прекрасные результаты: исследователю удалось воссоздать сообщества, близкие по своему составу к уничтоженным человеком. Используя посевной материал из близлежащих районов Кавказа, Скрипчинский по описанию уничтоженных типов воссоздал буковые, дубовые, березовые и пихтово-еловые сообщества, последовательно высаживая деревья, под их полог – кустарники и затем травы.

Н.Т. Нечаева [Нечаева, Мухаммедов, 1991] создала уникальные искусственные сообщества из местных видов пустынных растений (в той или иной мере улучшенных селекцией), реализуя принцип дифференциации ниш и сочетая в одном сообществе виды, практически не совмещающиеся в естественных условиях. При создании этих сообществ, как и «агростепи», их состав был в основном predetermined «инициальным флористическим составом» в понимании Иглера. К высевным видам постепенно добавлялись и спонтанно внедряющиеся виды сообществ, на месте которых были созданы искусственные сообщества.

9.5. Концепция климакса в растительности

Концепция климакса разрабатывалась американскими экологами в конце XIX и начале XX веков. Наиболее полно она была развита Ф. Клементсом, представления которого получили название *моноклимакса* в растительности [Clements, 1904, 1916] (цит. по [Александрова, 1964]). При моноклимаксе в пределах одной климатической зоны все фитоценозы в ходе сукцессии должны конвергировать к одному климаксовому фитоценозу. Например, в тайге болота, в которых торфяные залежи достигли определенной мощности, должны зарости лесом, на скалах должна образоваться почва и тоже вырасти лес и т.д. В каждой климатической зоне на любых типах субстратов в результате сукцессии все фитоценозы конвергируют в один тип. Для тайги это будет еловый лес, для степной зоны – разнотравно-ковыльная степь, для тундры – сообщества мелких ив, осок и лишайников.

Клементс считал, что климаксовый фитоценоз формируется очень долго – тысячи и десятки тысяч лет. Причем он допускал возможность различных отклонений от основного климакса, который назывался *климатическим*. Так, если был фактор, который препятствовал формированию климакса (например, выпас), то возникающие фитоценозы назывались *дисклимаксовыми*, а если формированию климакса мешали местные экологические факторы (например, паводки в пойме), то образованные фитоценозы получали название *субклимакса*, и т.д. К концу жизни (Клементс публиковал свои работы почти 50 лет) он выделил около 30 различных вариантов климакса. Климаксовые устойчивые фитоценозы Клементс противопоставлял серийным, то есть сукцессионным.

Представления Ф. Клементса о моноклимаксе были поддержаны сравнительно небольшим числом ученых (из российских исследовате-

лей их горячим поборником был С.А. Разумовский [1981]) и, как уже отмечалось, стали объектом критики современников, особенно Г. Николса [Nichols, 1917] и А. Тенсли [Tansley, 1935] (цит. по [Трасс, 1976]), которые предложили концепцию поликлиматкса.

При *поликлиматксе* в одной климатической зоне фитоценозы разных местообитаний изменяются в ходе сукцессии, но в один тип не конвергируют, а на песках, скалах, болотистых местообитаниях и т.д. формируются свои климатксы.

В 1950-х годах Р. Уиттекер [Whittaker, 1953] предложил третий вариант концепции климаткса – *климаткс-континуум* (climax-pattern): между климатксовыми фитоценозами существуют переходы, и поэтому количество климатксов в поликлиматксе стремится к бесконечности. В каждой точке – свой индивидуальный климаткс.

Уиттекеру же принадлежит оригинальная классификация климатксов по критерию длительности жизни доминантов серийных и климатксовых сообществ:

аклиматкс – время генерации доминантов меньше цикла изменений условий среды; флуктуации сообществ постоянны; климатксовые и серийные сообщества неразличимы (пример – планктон);

циклоклиматкс – цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды; климатксовые сообщества, как и серийные, могут быть охарактеризованы главными доминантами-однолетниками (пример – синусии однолетников в пустыне);

катаклиматкс – генерация доминантов происходит в период между повторяющимися нарушениями среды, уничтожающими растительность (пожары, сели); климатксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различаются;

суперклиматкс – генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны; биомасса низка, популяции растений более или менее стабильны; серийные и климатксовые сообщества формируются одними и теми же видами и различаются лишь структурой (пример – тундры);

эуклиматкс – генерация доминантов длительна и их состав изменяется в ходе сукцессии более или менее непрерывно; биомасса высокая; серийные сообщества хорошо отличаются от климатксовых (классическая «кLEMENTсовская» сукцессия, которая приводит к развитию лесной растительности).



Артур Джордж Тенсли
(1871–1955)

В современной фитоценологии концепция климакса весьма важна, но климакс не абсолютизируется, а понимается как тенденция формирования фитоценозов зонального типа. На основе представлений о мноклимаксе была сформулирована концепция сукцессионной системы С.А. Разумовского [1981] как совокупности всех серийных сообществ одного климакс-района. И.Б. Кучеров [Антропогенная динамика..., 1995] также использовал это понятие, но положил в основу «сукцессионной системы» представления о поликлимаксе.

Понятие сукцессионной системы очень удобно, особенно в районах с растительностью, сильно нарушенной влиянием человека. При нарушениях техногенного характера (территорий интенсивной нефтедобычи или добычи золота и других полезных ископаемых), целесообразно говорить о техногенной сукцессионной системе, которая объединяет все стадии изменения растительности после нарушений и в ходе аллогенных восстановительных сукцессий при естественной или стимулируемой человеком рекультивации.

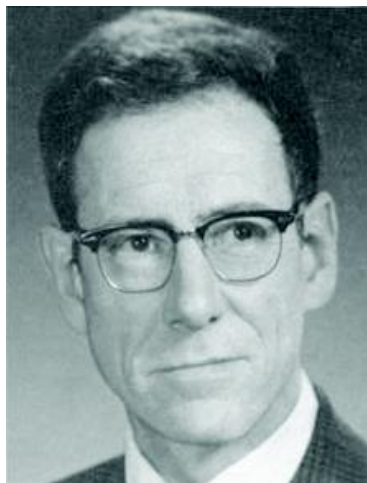
Климакс никогда не бывает абсолютным, так на регенерационные процессы в фитоценозах влияет изменение климата, видообразование и появление (или занос) новых видов. По существу климаксовые фитоценозы – это фитоценозы, находящиеся в стадии очень медленного изменения.

9.6. Эволюция фитоценозов

Эволюция фитоценозов, как и сукцессия, – постепенный процесс. В ряде случаев затруднительно однозначно принять тот или иной процесс за сукцессию или эволюцию, хотя указанные процессы, как уже отмечалось, принципиально отличаются. Сукцессия – это «повторение пройденного». И раньше зарастали озера, происходили сукцессии при развитии речных пойм или таянии ледников. Поэтому как серийные, так и климаксовые сообщества в сукцессии уже где-то либо были, либо есть. При эволюции формируются новые ансамбли видов, которые могут быть похожи или не похожи на уже существующие, но не повторяют их.

9.6.1. Модель сеткообразной эволюции

Сторонники дискретного понимания природы фитоценоза воспринимали его как целостность, в ходе эволюции которой происходит взаимоприспособление, то есть коадаптация составляющих фитоценоз видов растений. Чем дольше существует фитоценоз, тем более взаимоприспособлены и «подогнаны» друг к другу виды. Исследователи говорили о «естественном отборе второго порядка». Возникновение новых типов растительности рассматривалось ими как следствие процессов «деления» и «гибридизации» исходных типов, которые назывались вкладчиками. Например, луговой тип растительности они представляли



Роберт Хардинг Уиттекер
(1920–1980)

как результат «гибридизации» травяного покрова широколиственных лесов, альпийского высокоотравья и степей.

У континуалистов иной взгляд на эволюцию фитоценозов. Они считают, что фитоценозы как целостности не эволюционируют и «отбора второго порядка» (т.е. отбора на уровне сообществ) не происходит.

Наиболее полно взгляды континуалистов на эволюцию выразил Р. Уиттекер [1980], рисунок из книги которого мы приводим (рис. 14). При коадапционном понимании эволюции (левая часть рисунка) из одного исходного типа фитоценоза А образовалось три новых – С, D, E.

Эволюция фитоценозов представляет собой сеткообразный процесс: виды эволюционируют независимо друг от друга, совмещаясь в одном фитоценозе за счет дифференциации экологических ниш. При этом устойчивые связи между видами (кроме случаев «хозяин – паразит») не возникают. Каждый вид по-своему приходит в фитоценоз и по-своему уходит из него.

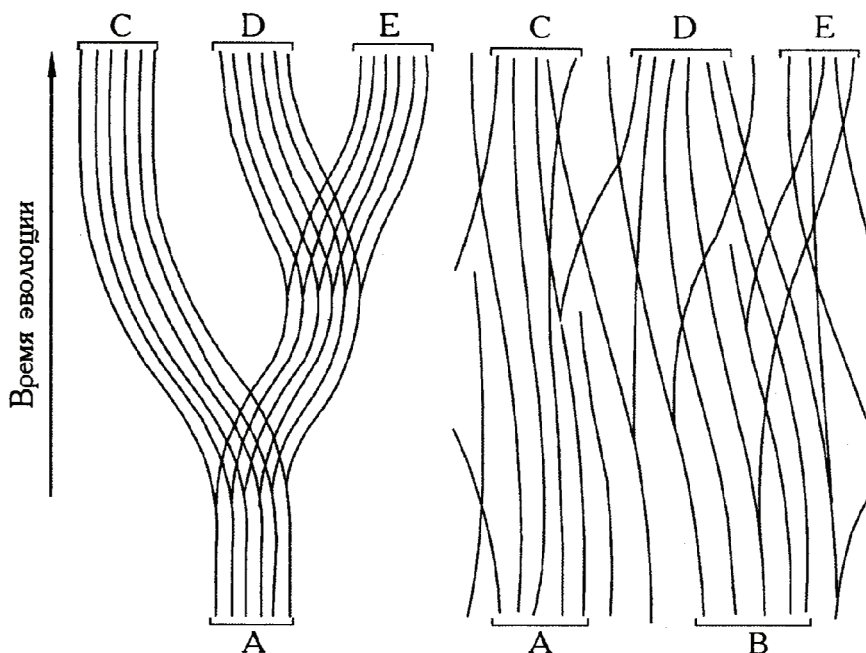


Рис. 14. Графическое изображение моделей эволюции фитоценозов (по [Уиттекер, 1980]). Слева – эволюция фитоценозов как целостностей, справа – сеткообразная модель эволюции; буквами обозначены фитоценозы

Важнейшим процессом континуалисты считают *диверсификацию* видов, то есть эволюцию не «к», а «от» с повышением несходства видов.

Несходство видов позволяет им занимать разные экологические ниши в одном фитоценозе и, следовательно, снижать конкуренцию. Различающиеся по биологии и экологии виды легче сочетаются в фитоценозах, чем виды со сходными потребностями в ресурсах.

Диверсификация отражает основополагающий принцип континуализма – индивидуальность биологии и экологии видов. Чем более диверсифицирована флора, тем больше возможностей для «упаковки» видов в сообществе.

В ходе эволюции, как и при сукцессии сообществ, конкуренция не усиливается, а, напротив, ослабевает. Дж. Периш и Ф. Безас [Parrish, Bazzaz, 1982] показали, что в пионерном сообществе дифференциация ниш видов подземной части выражена слабо, но резко возрастает в сообществах продвинутых стадий сукцессии. Аналогичные данные о низком уровне конкуренции в климаксовых сообществах широколиственных лесов Японии привел Т. Хара [Hara et al., 1995].

Возможно, что Р. Уиттекер понимал эволюцию фитоценозов несколько упрощенно. Есть данные о том, что некоторое «привыкание» видов друг к другу все-таки имеет место, хотя в его основе лежит не коадаптация, а преадаптация: в природе существуют ранее сформировавшиеся экотипы, которые и дополняют того или иного партнера по фитоценозу.

Работы Р. Теркингтона о «тонкой биотической дифференциации фитоценозов» [Turkington, 1979; Turkington, Mehrhoff, 1990] показали, что у вегетативно размножающегося клевера ползучего (*Trifolium repens*) есть несколько экотипов, каждый из которых лучше приспособлен к обитанию в соседстве с определенным видом злаков. В эксперименте эти экотипы «узнавали» своих соседей и в смеси с ними имели более высокую продуктивность. Однако опыты Теркингтона уникальны и об аналогичных исследованиях ничего не известно. Остается неясным, является ли «привыкание» только особенностью сообитания злаков и клевера ползучего или на этом примере выявлена общая закономерность.

9.6.2. Антропогенная эволюция

Процесс естественной эволюции, в результате которой сформировалось современное разнообразие растительности в соответствии с разнообразием типов климата и почв, протекал очень медленно. В последние два столетия он полностью подавлен быстрым процессом эволюции под влиянием человека – *антропогенной эволюцией*.

Антропогенная эволюция может быть целенаправленной (программируемой), когда человек ставит задачу создать новые типы фитоценозов, соответствующие его потребностям, и стихийной, которая спонтанно сопровождает хозяйственную деятельность человека. Стихийная

антропогенная эволюция сегодня несравненно более значима, чем целенаправленная.

Рассмотрим основные варианты того и другого процесса.

Целенаправленная антропогенная эволюция. Этот процесс широко распространен практически во всех странах и проявляется в следующем:

- замене естественной растительности на искусственные фитоценозы;
- интродукции видов из других районов и включении их в состав естественных или искусственных фитоценозов;
- изменении состава естественных фитоценозов за счет введения новых видов и культиваров;
- конструировании новых типов искусственных фитоценозов (полевых, лесных, парковых, рекультивационных на техногенных субстратах и т.д.).

Для каждого варианта такой антропогенной эволюции нетрудно подобрать примеры, так как ее результатом являются и садово-парковые комплексы с множеством экзотов, и лесные посадки с интродуцированными видами древесных растений (вплоть до американской секвойи в Крыму). И все же, роль целенаправленной эволюции сравнительно невелика.

Стихийная антропогенная эволюция. В процессе этой эволюции наблюдается следующее:

– занос видов из других районов (см. также раздел 3.3). Этот процесс привел к тому, что во флоре любого района мира значительная часть видов – заносные. Из 6000 видов, составляющих флору Италии, 1000 заносных. Во флорах разных районов Европейской части России заносные виды составляют 20–30% [Виноградова и др., 2010]. Ярким примером эволюции такого рода является процесс «африканизации» американских саванн [White, 1977]. Под действием высоких пастбищных нагрузок, вызванных большим поголовьем скота, разведенного заселившими Америку европейцами, произошла деградация злаковников. В них распространились рудеральные виды африканского происхождения, которые были завезены в Америку вместе с черными рабами (*Panicum maximum*, *Brachiaria mutica*, *Hyperrhenia ruta* и др.);

– уничтожение части видов и снижение генотипического разнообразия сохранившихся видов. Сегодня каждый десятый вид растений находится под угрозой исчезновения, и «Красные книги» постоянно пополняются новыми видами. Происходит обеднение фитоценозов. Например, в Башкортостане как угрожаемые на страницы «Красной книги» попали все виды ковылей, кроме ковыля-волосатика. А в недалеком прошлом Башкортостан был краем, где пастбища были представлены богатыми ковыльными степями;

– смещение границ растительности в результате хозяйственной деятельности человека. Сегодня граница степной зоны повсеместно сме-

щена к северу под влиянием интенсивного использования леса. В Африке по той же причине саванна наступает на сухие тропические леса [Scarpe, 1992];

- возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов фитоценозов. Пример этого варианта эволюции – развитие бедных видами пастбищных сообществ, которые отсутствовали до того, как распашкой земель была сокращена площадь естественных кормовых угодий, а поголовье скота увеличилось в связи с ростом народонаселения и повышением спроса на продукты животноводства;

- формирование новых фитоценозов на антропогенных субстратах вследствие их самозаращания. На отвалах горных пород возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе.

Антропогенная эволюция растительности протекает в городах, в которых формируются особые сообщества из видов, адаптированных к высоким антропогенным нагрузкам. Среди этих видов много заносных, поэтому растительные сообщества городов, достаточно удаленных друг от друга, сходны. Возник особый раздел фитоценологии – *урбанофитоценология* (от лат. *urbanus* – городской), которая изучает процесс антропогенной эволюции растительности в городах.

Для обобщенного отражения стихийной антропогенной эволюции используется термин *синантропизация растительности*.

Задача человечества – поставить под контроль стихийные формы эволюции, разрушающие естественную растительность.

9.7. Методы изучения динамики растительности

При изучении динамики растительности используют прямые и не прямые, косвенные методы [Александрова, 1964].

Прямые методы – это долготлетние наблюдения за постоянными площадками, сопоставление карт растительности, составленных в разное время, исследование спор и пыльцы в сапропеле озер, куда они заносятся с окружающей растительности и послойно захораниваются в увеличивающихся по мощности донных отложениях. Существуют и специфические методы изучения отдельных типов растительности. Например, по срезу ствола дерева можно точно установить время и число пожаров, которое оно перенесло (так называемый метод шрамов).

Прямыми методами наиболее точно и объективно характеризуют процессы динамики, но использовать их можно далеко не всегда. При экстраполяции пространственных рядов динамики растительности во временные используют *косвенные методы*. Например, в горах описывают участки растительности на почвах разной мощности и выстраивают описанные фитоценозы в ряд, предположив, что сукцессия идет при увеличении слоя почвы. В результате получают картину изменения растительности при нарастании мощности почвенного слоя под действием фитоценоза, развивающегося по модели благоприятствования.

Аналогично по растительности участков озера с разной глубиной строят схему его зарастания и т.д. Абсолютные оценки возраста таких сообществ можно получить радиоуглеродным методом.

Современная фитоценология очень осторожно относится к изучению динамики растительности косвенными методами, хотя из-за скоротечности человеческой жизни полностью от них отказаться, видимо, нельзя. Тем более что, например, при изучении зарастания отвалов пустой породы можно подобрать отвалы разного возраста отсыпки на основе маркшейдерских данных и практически безошибочно экстраполировать пространственный ряд во временной.

Возможно построение сукцессионных схем на основе разделения серийного ряда на условно дискретные стадии или описания сукцессии как непрерывного процесса. В этом случае построенную схему сукцессии называют хроноклином.

На рис. 15 приведен пример хроноклина, описывающего сукцессию в пойме реки (см. раздел 9.3.3). Из него видно, что на смену видам *Nardosmia laevigata*, распространенному на прибрежных отмелях, и *Bromopsis inermis*, связанному с отложениями в прирусловой пойме толстого слоя наилка легкого гранулометрического состава, приходят виды, выдерживающие умеренную аллювиальность (*Festuca pratensis*,

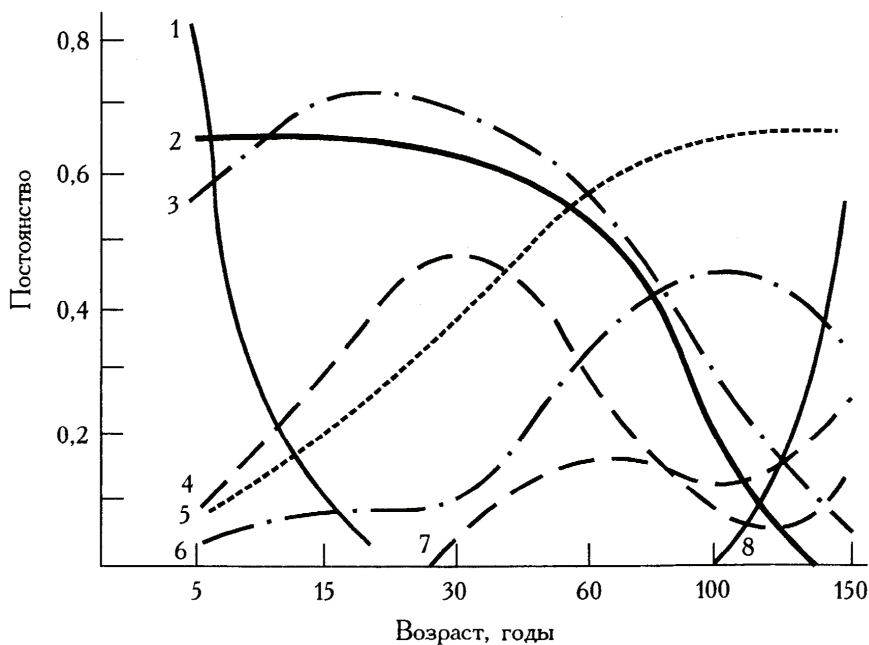


Рис. 15. Хроноклин изменения постоянства некоторых видов пойменного леса в ходе сукцессии в пойме р. Большой Инзер, Башкортостан: 1 – *Nardosmia laevigata*; 2 – *Bromopsis inermis*; 3 – *Rubus caesius*; 4 – *Festuca pratensis*; 5 – *Ficaria verna*; 6 – *Brachypodium pinnatum*; 7 – *Paris quadrifolia*; 8 – *Asarum europaeum*

Rubus caesius), и, наконец, виды лесов на участках поймы, выходящих из сферы заливания (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*).

На рис. 16 показан аналогичный хроноклин, отражающий динамику зарастания отвала пустой породы. Такой вариант сукцессии нами уже рассматривался (см. раздел 9.4.4), но как иллюстрация достаточно замедленного процесса в условиях сурового климата Севера и бедных субстратов. В этом примере условия благоприятны в отношении как климата, так и химического состава субстрата отвала, и потому процесс протекает более интенсивно. Ясно видно, что с увеличением возраста сообщества происходит смена видов-однолетников (*Salsola collina*, *Polygonum aviculare*, *Sinapis arvensis*) видами-многолетниками (*Medicago lupulina*, *Poa angustifolia*, *Tussilago farfara* и др.).

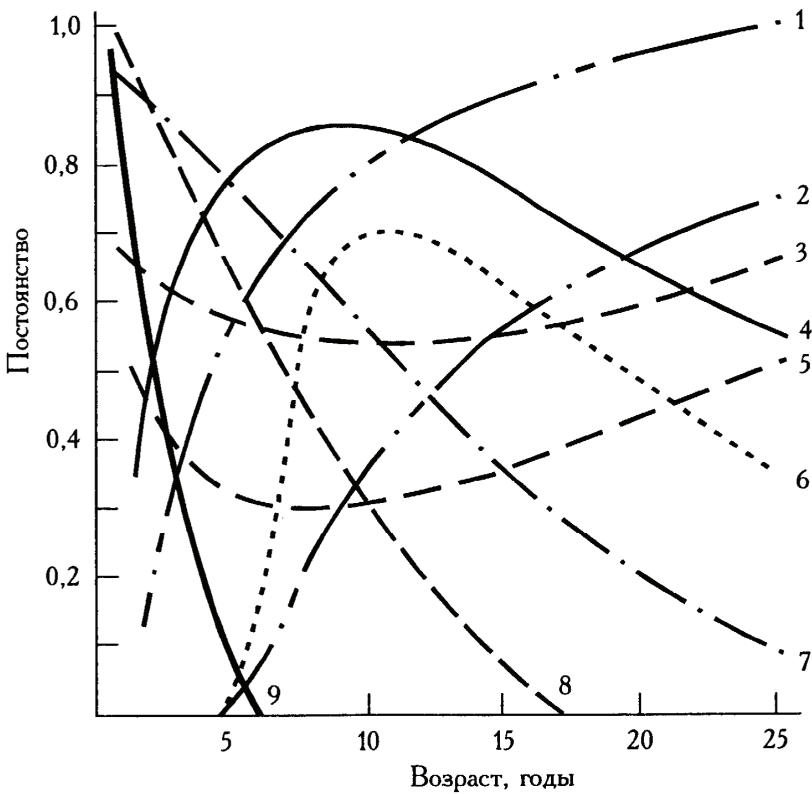


Рис. 16. Хроноклин изменения постоянства некоторых видов на Кумертауских буроугольных отвалах, Башкортостан (по Н.И. Федорову): 1 – *Medicago lupulina*; 2 – *Poa angustifolia*; 3 – *Tussilago farfara*; 4 – *Matricaria perforata*; 5 – *Echium vulgare*; 6 – *Melilotus albus*; 7 – *Polygonum aviculare*; 8 – *Salsola collina*; 9 – *Sinapis arvensis*

9.8. Основные положения главы 9

Изучение динамики растительности в период резкого возрастания влияния человека на экосистемы – важнейший раздел НОР и экологии. Высокий уровень развития современной теории динамики растительности был подготовлен длительной историей изучения этой проблемы, этапными фигурами в которой были американские ученые Ф. Клементс и Р. Уиттекер и россиянин В.Н. Сукачев.

Разнообразие форм динамики растительности сводится к трем классам: нарушения (скачкообразное разрушение растительности), экологические сукцессии, эволюция растительности. В двух последних случаях изменения растительности постепенны, но при сукцессиях не возникает новых типов сообществ, а при эволюции формируются сообщества, которые ранее не существовали (они могут возникать как за счет сложения видов в новые комбинации, так и за счет обеднения или обогащения уже существующих сообществ).

Сукцессии разделяются на изменения под влиянием внутренних факторов (автогенные сукцессии – сингенез, эндоэкогенез, соответственно при несущественном и существенном изменении растительностью условий среды) и внешних факторов (аллогенные сукцессии: гейтогенез и гологенез – соответственно изменения отдельных фитоценозов и сопряженные изменения растительности ландшафта).

В современной НОР сукцессии понимаются как стохастические процессы непрерывных изменений растительности, которые могут протекать в соответствии с различными моделями: благоприятствования, толерантности, ингибирования, нейтральности. Наряду с автогенными и аллогенными сукцессиями возможны изменения растительности сложной автогенно-аллогенной природы.

Фактором динамики растительности является человек, который может вызывать разнообразные аллогенные и автогенные (вторичные восстановительные) сукцессии. Возможны управляемые сукцессии (в травосмесях, при создании «агростепей», при удобрении естественных лугов и т.д.).

Важную роль в представлениях о динамике растительности играет концепция климакса, то есть относительно устойчивого и равновесного с климатом состояния растительности. Эта концепция плюралистична (представления о моноклимаксе, поликлимаксе и климакс-континууме).

Эволюция растительности понимается как сеткообразный процесс независимого (или относительно независимого) вхождения в сообщества видов с разными экологическими и биологическими характеристиками. Эти виды сосуществуют в сообществе благодаря дифференциации экологических ниш. Устойчивых коадаптаций видов в ходе эволюции сообществ не происходит.

Глава 10

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Классификация является важнейшим элементом любой науки, по словам великого Линнея, ее «Ариадниной нитью». С.В. Мейен [Meуen, 1988] считал биологические объекты столь сложными для классификации, что даже рассматривал ее как раздел теоретической биологии.

НОР не представляет исключения из этого правила. Классификация растительности (синтаксономия) всегда была ее центральным разделом. Более того, уровень развития классификации отражал общий теоретический уровень состояния науки. Год 1910-й, когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение растительной ассоциации как основной единицы классификации растительности (аналога вида у растений), рассматривается как год завершения предыстории и начала истории фитоценологии [Трасс, 1976; Миркин, 1985; Pignatti, 2010].

10.1. Синтаксономия и таксономия

Синтаксономия использует опыт таксономии, которая к началу XX столетия, когда активно начала развиваться синтаксономия, была уже развитой наукой.

Сложность классификации растительности объясняется тем, что, в отличие от растений, растительные сообщества – это условности, объединенные в многомерный континуум.

Таксономисты хотя бы в некоторых семействах имеют возможность выделять реально существующие дискретные биологические виды и, используя их как эталоны, в том же масштабе разбивать на условные таксономические виды те совокупности растений, в которых биологические виды установить нельзя. В синтаксономии таких эталонов нет. Масштаб ассоциаций и других синтаксономических единиц родился из коллективного опыта создания классификаций, удобных для использования.

Сложность классификации, кроме того, усиливается невысоким уровнем целостности растительных сообществ. Взаимозависимость видов на градиентах имеет место, но остается все-таки достаточно слабой. Как итог этих слабых «фитосоциологических» связей, архетипы (т.е. наборы диагностических признаков) синтаксонов оказываются весьма «рыхлыми», что в корне отличает синтаксономию от таксономии.

В таксономии признаки класса, порядка, семейства, рода в большинстве случаев представлены у всех входящих в их состав видов. В синтаксономии диагностические виды высших единиц (классов, порядков, союзов) вовсе не обязательно (и даже крайне редко) в полном

составе представлены в сообществах синтаксонов низших рангов. А некоторые маловидовые сообщества, например водных макрофитов, вообще не имеют архетипа высших единиц, и они включают те же самые диагностические виды, на основе которых выделены ассоциации. Поэтому синтаксономисты должны были искать свои методические подходы к выделению иерархических типов – синтаксонов.

Иным было основное направление поиска критериев для установления типов: в таксономии система основывалась на устойчивых морфологических признаках (по преимуществу, цветка), гипотетически отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия, в синтаксономии – на отражении в растительности свойств экотопов и стадий сукцессии, то есть на главных организующих факторах ее формирования.

10.2. Основные подходы к классификации

Как было показано в обзорах проблемы классификации растительности [Whittaker, 1962; Александрова, 1969; Миркин, 1989], вплоть до начала 1970-х годов в подходах к классификации отмечался существенный разнобой. Однако все их можно разделить на *дедуктивные*, когда растительность делится на классы последовательно уменьшающегося объема, и *индуктивные*, когда сообщества объединяются в аналогичные классы по сходству.

По критериям установления синтаксонов различают *физиономические (доминантные)* и *флористические* подходы. При этом, как подчеркнул Р. Уиттекер, в развитии классификации проявилась «экология экологов»: фитоценологи, классифицирующие лесную растительность, тяготели к доминантным критериям (*северная традиция*), а исследователи травяных и кустарниковых сообществ – к флористическим (*южная традиция*).

В настоящее время в подходах к классификации четко наметилась тенденция унификации. Рассмотрим наиболее распространенные подходы.

10.2.1. Классификации по доминантам

Физиономические классификации (на основе жизненных форм доминантов) представляют дедуктивный подход и северную традицию. Они возникли при систематизации сообществ лесов с выраженными доминантами. Однако вплоть до начала 1970-х в СССР по доминантам классифицировалась любая растительность вне зависимости от того, насколько выражены доминанты и в какой степени они влияют на состав растительных сообществ.

Основными единицами этой классификации являются *формация* – совокупность сообществ с одним доминантом (реже с группой доминирующих видов одной экоморфы, см. раздел 1.1) – и *ассоциация*, которая выделялась по 2–3 доминантам. Эта простая система (синтаксо-

ны устанавливаются прямо в поле) в какой-то мере оправдывала себя в лесах. В лесных сообществах доминанты устойчивы, и формации дубняков, сосняков или лиственничников и ассоциации, подобные ельнику-кисличнику или дубняку снытевому, было легко выделить дедуктивно уже в поле.

Однако этот подход оказался полностью неприемлемым для сменно-доминантной растительности лугов и тем более агроценозов (сообществ посевов). Доминанты в этих сообществах меняются не только в разные годы, но и в разные сезоны одного года. Поэтому одно сообщество в разные годы и даже в разные сезоны года нужно было относить к разным ассоциациям и формациям. Кроме того, качество классификаций (любого типа растительности) ухудшалось различиями экологических и географических ареалов доминантов. Так, формация эвритопы-космополита сосны обыкновенной, которая имеет очень широкий ареал (сосна может произрастать и на сфагновых болотах, и на известковых скалах), была по объему несопоставима с формацией стенофитов ольхи-черной, связанной с низинными эвтрофными болотами; формация стенофитов-олиготрофа душистого колоска – с формацией эвритопы пырея ползучего и т.д.

В итоге этот подход в 1970–1990-е годы был постепенно вытеснен флористическим подходом Браун-Бланке, хотя доминантные типы по сей день используются в России и США для предварительной ориентировки в материале.

10.2.2. Биомы

В современной НОР для установления высших единиц биогеографической классификации Земли используются физиономические критерии. Высшая единица классификации экосистем – *биом* (формация) как совокупность сообществ с господством одной жизненной формы*. В отечественной географии биому соответствует природная зона – тундровая, хвойных лесов, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная и т.д. Существует несколько систем биомов (Х. Вальтера, Ю. Одума, Р. Уиттекера), из которых самая простая – система Ю. Одума [1986]. Приведем ее с краткими комментариями.

Тундры – безлесные пространства, расположенные севернее лесного биома.

Тайга – лесные территории с доминированием хвойных деревьев: ели (р. *Picea*), сосны (р. *Pinus*), пихты (р. *Abies*), лиственницы (р. *Larix*).

Широколиственные листопадные леса – южная часть лесной зоны с более теплым, чем в биоме тайги, климатом. Основные доминанты лесов – дуб (р. *Quercus*), липа (р. *Tilia*), ильм (р. *Ulmus*), береза (р. *Betula*), осина (р. *Populus*).

Степи – безлесные пространства с черноземными почвами, растительный покров которых сформирован главным образом злаковыми

* Эти биогеографические формации не следует путать с рассмотренными выше формациями доминантной классификации растительности.

сообществами с преобладанием ковылей (р. *Stipa*), типчака (*Festuca valesiaca*) и других засухоустойчивых растений. Между биомами широколиственного леса и степи расположен экотон – лесостепь, где чередуются участки леса и степи, в основном благодаря влиянию хозяйственной деятельности человека.

Саванны – территории, где доминируют травяные сообщества с разреженным покровом деревьев в теплых и достаточно увлажненных (осадков 1000–1500 мм/год) условиях.

Чапараль и жестколистные леса – биом засушливого климата с обильными зимними дождями, распространен в Средиземноморье, Северной Америке и Австралии.

Пустыни – пространства, где количество осадков меньше 250 мм/год. Растительность представлена кустарниками, кустарничками, реже деревьями (например, саксаулом – р. *Haloxylon*).

Полувечнозеленые сезонные (зимнезеленые) тропические леса – тропические районы с периодами засухи летом или зимой.

Тропические (вечнозеленые) дождевые леса – тропические районы, где количество осадков превышает 2000 мм/год при отсутствии длительных засушливых периодов.

Одум предложил также классификацию биомов пресноводных и морских экосистем, которую мы не рассматриваем.

10.2.3. Флористическая классификация (подход Браун-Бланке)

Флористическая классификация основана на дедуктивно-индуктивном подходе, при котором главную роль играет процесс установления синтаксонов «снизу» путем группирования сообществ по сходству флористического состава, отражающего экологические условия и стадию сукцессии [Westhoff, van der Maarel, 1978].

Общая характеристика подхода

Синтаксоны флористической классификации устанавливаются на основе диагностических видов, среди которых различаются характерные, дифференцирующие и константные.

Характерные виды встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других (т.е. «центрированы» в нем).

Дифференцирующие виды диагностируют границы своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.

Константные виды встречаются с высоким постоянством и часто с высоким обилием, но проходят через этот синтаксон «транзитом». Виды, константные для низших единиц (ассоциации или союза), могут быть дифференцирующими или характерными для высших единиц – порядка или класса.

Различия трех групп диагностических видов показаны на рис. 17. Впрочем, различия характерных и дифференцирующих видов весьма

условны, и потому очень часто их рассматривают как единую группу диагностических видов (но в этом случае к ней не относят константные виды).

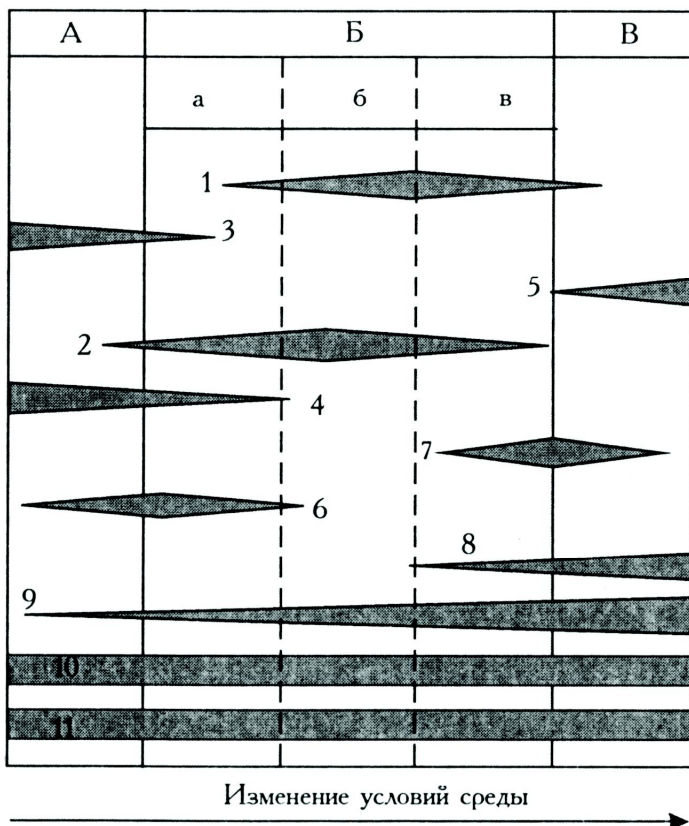


Рис. 17. Схема, показывающая основные варианты диагностических видов в системе Браун-Бланке (по [Уиттекер, 1980]): А, Б, В – ассоциации; а, б, в – субассоциации; 1, 2 – характерные виды ассоциации Б; 3, 4 – характерные виды ассоциации А; 5 – характерный вид ассоциации В; 4, 6 – дифференцирующие виды субассоциации а; 7, 8 – дифференцирующие виды субассоциации б (субассоциация б выделяется по критерию отсутствия дифференцирующих видов субассоциаций а и в); 9, 10, 11 – константные виды, могут быть характерными видами для классификационных единиц более высокого ранга

Синтаксономические ранги

При наименовании таксона указывается автор, при наименовании синтаксона – еще и дата его установления. Последнее связано с большей условностью синтаксонов по сравнению с таксонами, недостаточной четкостью критериев их различения и потому возможностью появления разных названий для одного и того же типа фитоценоза и одного названия для разных типов фитоценозов. Указание даты позволяет определить приоритетное название.

В табл. 18 приведены примеры названий синтаксонов для двух типов растительности: сегетальной (сообществ полевых сорняков) и луговой.

Таблица 18

Номенклатура синтаксонов флористической классификации

Синтаксо- номический ранг	Оконча- ние	Пример	
		Сегетальная растительность	Луговая растительность
Класс	-etea	<i>Stellarietea mediae</i> Tx. et al. ex von Rochow 1951	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> R. Tx. 1937
Порядок	-etalia	<i>Centaureetalia cyani</i> Tx. et al. ex von Rochow 1951	<i>Galietalia veri</i> Mirkin et Naumova 1986
Союз	-ion	<i>Galeopsion bifidae</i> Abramova in Mirkin et al. 1985	<i>Trifolion montani</i> Naumova 1986
Подсоюз	-enion		<i>Caricenion praecocis</i> Mirkin et Naumova 1986
Ассоциация	-etum	<i>Galeopsetum bifidae</i> Abramova in Mirkin et al. 1985	<i>Polygono sibirici–Puccinellietum tenuiflorae</i> Mirkin et al. 1985
Субассо- циация	-etosum	<i>Galeopsetum bifidae fumareto- sum</i> Abramova in Mirkin et al. 1985	<i>Polygono sibirici–Puccinellietum tenuiflorae alopecuretosum</i> Mirkin et al. 1985
Вариант		<i>Typicum</i>	<i>Typicum</i>
Фация	-osum	<i>Chenopodiosum albae</i>	<i>Glaudosum maritimae</i>

Конструирование названий синтаксонов, их видоизменение и отмена регулируются специальным «Кодексом фитосоциологической номенклатуры», который был опубликован впервые на немецком, английском и французском языках в 1976 году, а его второе издание – в 1986 году. На русском языке «Кодекс» (в переводе К.О. Короткова) был опубликован в 1988 году. Третье издание «Кодекса» было опубликовано в 2000 году на английском языке, а затем переведено на русский язык [Вебер и др., 2005]. Главная идея «Кодекса» – охрана приоритетных прав ученых, впервые описавших тот или иной синтаксон, строгие правила конструирования названий и требование обязательного документирования описываемых синтаксонов фитоценологическими таблицами (т.е. таблицами полных геоботанических описаний – см. приложение).

Синтаксон, описанный в соответствии с требованиями «Кодекса», обладает валидностью, то есть законностью, и признается всеми фитоценологами.

Синтаксономические единицы понимаются в следующем объеме.

Класс – это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте. У многих классов, представляющих вторичные сообщества (на-

пример, у лугового класса *Molinio-Arrhenetheretea*) флористическая комбинация постепенно меняется от его западных границ к восточным.

Порядок – крупный вариант класса. В отличие от классов, порядки устанавливаются на основе флористических критериев, хотя, разумеется, у разных порядков одного класса есть и физиономические различия.

Союз и ассоциация – следующие единицы синтаксономической иерархии. Сообщества, входящие в их состав, обладают высокой экологической и флористической общностью. Часто союз является географическим или экологическим вариантом порядка, а ассоциация аналогично представляет собой географический или экологический вариант союза (т.е. союз в разных районах представлен разными ассоциациями).

Ассоциация разделяется на более дробные единицы – *субассоциации* и *варианты*, устанавливаемые на основе флористических различий.

Самыми дробными единицами являются *фашии*, которые внутри субассоциации или варианта выделяются по доминантам.

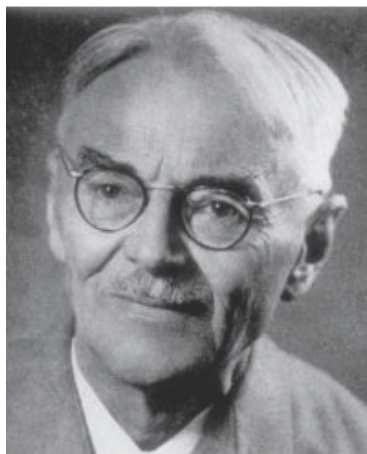
Несмотря на то, что синтаксономисты разных стран строго следуют «Кодексу», это не исключает определенных различий в понимании единиц. Например, в Чехии и Словакии ассоциацию понимают более дробно, чем в ФРГ или Польше. В Польше обязательно используют характерные виды (считается, что для выделения ассоциации необходим хотя бы один характерный вид), в Чехии и России к характерным видам обращаются редко и чаще используют комбинации диагностических видов синтаксонов (которые, как отмечалось, включают и характерные, и дифференцирующие виды). В настоящее время отмечается тенденция выравнивания объема ассоциации.

Достоинства подхода Браун-Бланке

Рассмотрим особенности подхода Браун-Бланке, которые обеспечили его популярность и превратили самого Ж. Браун-Бланке в «фитосоциологического Линнея».

Развитая методология, в основе которой лежит редукция непрерывности до дискретности. В логике метода заложены возможности классифицирования любой растительности вне зависимости от того, дискретна она или непрерывна.

Высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус сообществ. С экологическим и сукцессионным статусом скоррелированы многие другие существенные признаки сообщества, отражающие его функцию: продуктивность, видовое богатство, синморфология, синфенология.



Жозья Браун-Бланке
(1884–1980)

Гибкость критериев классификации. Флористические критерии – основные, но не единственные, и широко дополняются физиономическими, экологическими и ботанико-географическими критериями, которые как бы «стоят за» классификацией.

Открытость системы, преемственный характер развития классификации. При развитии синтаксономии возможны любые ее дополнения: уточнение диагноза уже выделенных синтаксонов, встраивание новых синтаксонов в уже существующую иерархию, дополнение ее новыми высшими единицами.

Совершенная система номенклатуры. Синтаксономия имеет свои собственные правила опубликования результатов классификации и документирования принятых решений на основе «Кодекса фитосоциологической номенклатуры».

Развитая форма документирования результатов синтаксономического исследования. Эта часть подхода Браун-Бланке также регламентируется «Кодексом». Для описания нового синтаксона необходима публикация хотя бы одного (обычно 10 и более) полного геоботанического описания, которое его представляет.

Подход Браун-Бланке в России

В СССР до 1960-х годов в силу неблагоприятного политического климата (см. раздел 15.2) подход Браун-Бланке не использовался, так как считался «буржуазным». В 1960–1970-х годах политический климат в стране стал меняться и советские геоботаники начали осваивать подход Браун-Бланке. Однако в силу инерции доминантного подхода пытались примирить его принципы с подходом Браун-Бланке, но этот паллиатив не дал положительных результатов.

Последовательное использование подхода Браун-Бланке началось только в 1980-е годы. Большую роль в этом сыграла «Шестая Всесоюзная конференция по классификации растительности» (Уфа, 1981 г.), в резолюции которой содержалась рекомендация перехода на последовательное использование принципов флористической классификации. По итогам конференции была опубликована коллективная монография «Классификации растительности СССР» [1986], содержащая статьи с результатами классификации фитоценозов в соответствии с подходом Браун-Бланке (т.е. с приведением фитосоциологических таблиц).

Активность использования подхода Браун-Бланке особенно возросла в 1990–2000-е годы, что отражают продромусы высших единиц классификации, составленные в 1998 году А.И. Соломешем и в 2012 Н.Б. Ермаковым (табл. 19).

Основу синтаксономии растительности России составила система высших единиц, установленных в Центральной Европе. Однако в силу гигантской территории страны и наличия в составе ее растительности многих растительных сообществ, которые нельзя было отнести к центрально-европейским синтаксонам, в ходе разработки синтаксономии устанавливались новые синтаксоны, особенно много в ранге союза (табл. 20).

Таблица 19

Динамика общего числа высших единиц
растительности России

Синтаксономический ранг	Годы	
	1998	2012
Класс	72	80
Порядок	148	169
Союз	309	377

Таблица 20

Динамика установления новых синтаксонов
за период с 1980 по 2012 год

Синтаксон	Десятилетия		
	до 1990 г.	1990–1999 гг.	после 1999 г.
Класс	4	7	11
Порядок	16	14	41
Союз	39	62	106
Подсоюз	10	9	27

Большую роль в развитии российской синтаксономии играет журнал «Растительность России» (Санкт-Петербург, редакторы Б.К. Ганнибал и Н.В. Матвеева). Это периодическое издание выходит с 2001 года, и в нем российские синтаксономисты могут валидно публиковать статьи с приведением полных фитосоциологических таблиц (в соответствии с требованиями «Кодекса фитосоциологической номенклатуры»).

В настоящее время в России сформировалось несколько активных синтаксономических центров:

Санкт-Петербургский. В этом центре работали пионеры использования подхода Браун-Бланке в России – З.В. Карамышева и М.С. Боч. В настоящее время ученые этого центра проводят синтаксономическое исследование растительности Арктики (Н.В. Матвеева, С.С. Холод), болот (В.А. Смагин) и синантропной растительности на месте техногенных нарушений в районах Крайнего Севера (О.И. Сумина). Как уже отмечалось, в этом центре издается журнал «Растительность России».

Дальневосточно-Сибирский. Это самый мощный центр, объединивший ученых из разных научных учреждений и вузов: Новосибирска (Н.Б. Ермаков, А.Ю. Королюк, Н.И. Макунина, Н.Н. Лашинский), Владивостока (П.В. Крестов), Магадана (Н.В. Синельникова), Якутска (П.А. Гоголева, М.М. Черосов), Улан-Удэ (О.А. Аненхонов). Главные достижения связаны с классификацией лесов (Н.Б. Ермаков, П.В. Крестов, Н.Н. Лашинский, Н.В. Синельникова). Развивается синтаксономия степной растительности (А.Ю. Королюк, И.Н. Макунина) и болот (Е.Д. Лапшина). Сибирские ученые активно сотрудничают с зарубежными коллегами, особенно из Чехии (М. Chytrý).

Уфимский. Основной объект исследований – растительность особо охраняемых природных территорий Башкортостана (В.Б. Мартыненко, Э.З. Баишева, С.М. Ямалов и др.). Опубликована серия из пяти монографий о растительности этих объектов. Изучаются синантропные сообщества городов (Я.И. Голованов, Л.М. Абрамова).

Брянский. Фитоценологи (Ю.А. Семенищенков, Е.А. Аверина и др.) под руководством А.Д. Булохова изучают растительность Южного Нечерноземья. На основе синтаксономии составлена первая в России региональная Зеленая книга.

Поволжский. С центром связана деятельность одного из пионеров флористической классификации в России – В.Б. Голуба, который исследовал растительность поймы Нижней Волги, внутриконтинентальных засоленных почв и побережий Балтийского, Белого, Азовского и Черного морей. В центре работают опытные синтаксономисты Т.М. Лысенко и Н.А. Юрицына.

Синтаксономия развивается и в ряде других научных центрах и вузах России: Москве, Ростове, Курске и др.

10.3. «Континуализация» синтаксономии

Подход Браун-Бланке появился как отражение концепции «единиц в растительности». Однако он оказался «преадаптированным» к континуальному видению растительности. В последние годы произошла «континуализация» синтаксономии, которая подтолкнула к разработке ряда новых теоретических и методических положений.

10.3.1. Развитие теории

Сторонники концепции «единиц в растительности» считали возможным построение естественной классификации, отражающей реально существующие типы сообществ. Для континуалистов естественность классификации – это предел, к которому можно приблизиться при увеличении объема исходных данных и совершенствовании методов, но который недостижим.

В табл. 21 показаны основные антиномии представлений континуалистов и «дискретников» по вопросу о естественности классификации.

Континуалисты считают, что разная растительность по-разному «податлива» классификации, то есть обладает разной *классифицируемостью*, отражающей дискретность растительности. При одинаковой интенсивности изменений экотопической среды классифицируемость тем выше, чем меньше число доминантов и выше их средообразующее (эдификаторное) влияние на состав сообществ.

Из признания различий классифицируемости у разной растительности вытекает важный для практики вывод: качество классификации будет различным для разной растительности. Никогда качество классификации рудеральных или сегетальных сообществ не приблизится к естественности настолько, насколько это возможно при классификации ельников, где значительную роль играет влияние сильного эдификатора.

Таблица 21

Сравнение взгляда на классификацию сторонников «дискретного» и континуального понимания природы растительности

Вопрос	«Дискретники»	Континуалисты
Объективность результата классификации	Объективен. Классификация естественна, возможно лишь одно правильное синтаксономическое решение.	Объективность метода относительна, классификация искусственна и может лишь приближаться к естественной.
Архетип	Четкое разделение видов на характерные и дифференцирующие. Диагностические комбинации видов устойчивы на всем ареале синтаксонов.	Разделение видов на характерные и дифференцирующие относительно. Диагностические комбинации видов могут меняться на протяжении ареала.
Характер синтаксономических ревизий при развитии классификации	Повышение или понижение ранга синтаксонов при сохранении целостности их внутренней структуры и диагностических комбинаций.	Возможен пересмотр всей иерархии синтаксонов и изменение состава диагностических комбинаций.

Континуум растительности создает объективные предпосылки для создания нескольких равноценных классификаций растительности в одной и той же совокупности фитоценозов и при использовании одного и того же подхода. *Принцип множественности синтаксономических решений* объясняет разночтение в понимании объема выделяемых единиц и синтаксономические ревизии, когда синтаксон низшего синтаксономического ранга может быть перенесен из одного синтаксона высшего ранга в другой в результате «синтаксономического скольжения по горизонтали», либо повышает или понижает свой ранг за счет «синтаксономического скольжения по вертикали».

При создании классификаций используется *прагматический подход*. Любая классификация рассматривается как рабочее приближение, и если ее уровень достаточен для практического использования, то дальнейшее совершенствование классификации нецелесообразно.

Прагматический подход включает пять основных положений:

необходимость – нужно классифицировать любую растительность;

доступность – критерии классификации должны легко улавливаться на глаз;

информативность – классификация должна отражать роль главных факторов, которые организуют растительность;

единообразие – целесообразно следовать одной синтаксономической иерархии;

оптимальность – масштаб выделения синтаксонов должен быть удобным для практического использования.

Следуя прагматическому подходу удалось за сравнительно короткое время достичь значительных успехов в построении синтаксономии растительности России и некоторых стран ближнего зарубежья.

10.3.2. Развитие методов

Дедуктивный метод классификации К. Копецки и С. Гейни

Опирающийся в своей логике на опыт таксономии, подход Браун-Бланке первоначально основывался на характерных видах и однозначной дихотомии (есть характерные виды синтаксона – сообщество относится к нему, нет этих видов – не относится). При следовании этому правилу классифицируется ограниченная часть сообществ, а все остальные, представляющие «серые зоны» [Mucina, 1997], интерпретируются как переходы между ними. Такой подход был более или менее оправдан при классификации богатой видами естественной растительности, но оказался совершенно неприменимым для серийных синантропных сообществ.

Чешские ботаники К. Копецки и С. Гейни [Korešky, Hejny, 1974] предложили оригинальный метод классификации, который полностью снял проблему «кризиса характерных видов» для синантропных сообществ с достаточно неопределенным видовым составом и высоким участием эвритопных видов и позволил классифицировать сообщества «серых зон». Наряду с ассоциациями, в этом случае выделяются сообщества, которые подчиняются непосредственно классу или порядку на основе представленности диагностических видов высших единиц. Различают *базальные сообщества* (Б.с.), которые сформированы «своим» доминантом, и *дериватные сообщества* (Д.с.), доминант которых – выходец из «чужого» синтаксона – может быть и заносным.

Высшая единица может включать несколько базальных и дериватных сообществ. Кроме того, могут выделяться сообщества, представляющие переход между двумя и даже тремя высшими единицами. Такие «переходные» сообщества часто устанавливаются при классификации серийной растительности.

В название «сообщества» включается вид-доминант (реже два доминанта) и заключенное в квадратные скобки название высшей единицы (или двух или даже трех единиц, если «сообщество» представляет переход между ними).

Метод прост в использовании, установление единиц не сопровождается существенной выбраковкой геоботанических описаний и, наконец, выделяемые «сообщества» не защищаются «Кодексом фитоценологической номенклатуры». Он применяется в трех основных случаях:

1. Классификация хронически-серийных сообществ (длительное время испытывающих сильное влияние антропогенного фактора) обедненного флористического состава, в котором представлены виды одной высшей единицы. Примеры: дериватное сообщество *Cardaria draba* [*Onopordetalia acanthii*]; дериватное сообщество *Cyclachaena xanthiifolia* [*Artemisietea vulgaris*]; базальное сообщество *Ceratocarpus arenarius* [*Polygono-Artemisietea austracae*]. Два первых сообщества периодиче-

ски испытывают нарушающее влияние человека на территории населенных пунктов, третье сообщество представляет заключительную стадию пастбищной дигрессии.

2. Классификация растительных сообществ, во флористическом составе которых сочетаются виды смежных высших единиц, различающихся по условиям среды. В этом случае доминант имеет широкую экологическую амплитуду, охватывающую местообитания сразу двух высших единиц. Например, базальное сообщество *Polygonum aviculare* [*Plantaginetea majoris/Polygono-Artemisietea austriacae*].

3. Классификация серийных растительных сообществ, в составе которых присутствуют виды двух стадий сукцессии. Примеры: дериватное сообщество *Chaerophyllum prescottii* [*Artemisietea vulgaris/Galietalia veri*]; базальное сообщество *Conium maculatum-Urtica dioica* [*Galio-Urticetea/Molinio-Arrhenatheretea*]. Оба «сообщества» представляют стадии восстановительной сукцессии растительности от рудеральных к луговым сообществам на месте заброшенных населенных пунктов.

«Компьютерные» методы классификации растительности

Классическим методом классификации растительных сообществ до 1970-х годов был метод фитосоциологических таблиц, которые составлялись на миллиметровой бумаге. Упорядочивание строк и столбцов вначале проводилось вручную путем разрезания их повторного слекивания, а в дальнейшем с помощью компьютера (этот простейший вариант обработки геоботанических описаний приведен в *Приложении*).

В настоящее время используется целый ряд специальных компьютерных программ, позволяющих классифицировать геоботанические описания. Компьютерные методы классификации растительности на основе *подхода Браун-Бланке* разделяются на два основных варианта*.

Неконтролируемые методы классификации. Эти методы моделируют процедуру обработки фитосоциологических таблиц геоботанических описаний. Одной из первых программ, которая имитировала «ручной» процесс такой работы является TWINSpan. Алгоритм обработки в программе TWINSpan строится на основе не прямой ординации массива описаний с его иерархическим дихотомическим делением и диагонализацией. Дихотомическую иерархию групп видов, полученную в результате обработки совокупности описаний программой TWINSpan, можно интерпретировать как иерархию синтаксонов (вариант, субассоциация, ассоциация и т.д.). Те же задачи решаются и при кластерном анализе растительности, в основе которого лежит учет близости флористического состава.

В компьютерных программах применяются различные коэффициенты сходства/различия, такие как Жаккара, Сьеренсена, Стугрена-Радулеску,

* Варианты классификации описаны В.Б. Голубом, которому авторы выражают благодарность.

Шимкевича–Симпсона, а также Евклидово расстояние и др. Далее проводится кластеризация – разбиение совокупности геоботанических описаний на кластеры (группы описаний) так, чтобы каждый из них состоял из схожих описаний, а описания разных кластеров существенно отличались. Для всех пар рассматриваемых описаний рассчитывают степень их сходства между собой, а затем, используя различные методы связывания, строят дендрограмму. Иерархический характер дендрограммы, также как и результаты, полученные при обработке массива описаний программой TWINSpan, соответствует общей идеологии классификации растительности в соответствии с подходом Браун-Бланке. Поэтому кластерный анализ, как и программа TWINSpan, нашли широкое применение в компьютерных методах обработки геоботанических описаний, предназначенных для классификации растительности.

Обычно выделенные с помощью программы TWINSpan или на основе коэффициентов сходства группы описаний требуют «ручной» доработки экспертом, направленной, как правило, на увеличение различия между ними за счет выбраковки переходных описаний. Доля выбракованных описаний может достигать 50–70%.

Появились и новые специализированные пакеты программ для обработки геоботанических описаний, предназначенные для классификации растительности. Наиболее совершенным из них в настоящее время является пакет программ JUICE, который позволяет одновременно обрабатывать до 65 тысяч описаний [Tichý, 2002].

Контролируемые методы классификации. Эти методы используют внешние заданные критерии того, на что должны быть похожи отдельные описания и фитоценоны. К ним относится метод «Cocktail» [Bruehlheide, 2000], основанный на экспертных знаниях. Эксперт, имея свое мнение, формирует группы видов, в то время как программа предлагает возможные решения и гарантирует, что конкретные шаги в процессе классификации применяются последовательно для всего набора данных. Итоговое выделение единиц растительности описывается с помощью логических формул. Новые описания, которые не присутствовали в оригинальном наборе данных, на основе этих формул могут быть также классифицированы как принадлежащие или не принадлежащие к определенной единице растительности.

В модернизированном виде метод «Cocktail» был реализован в проекте «Растительность Республики Чехия» при характеристике ассоциаций, ранее выделенных в соответствии с установками подхода Браун-Бланке на территории этой страны. Первый этап работы с использованием этого метода заключается в выделении социологических групп видов. Для этого в массиве описаний базы данных выделяются статистически сопряженные группы видов. В каждую социологическую группу на основе экспертной оценки отбираются по 3–5 видов. Социологические группы называются по одному из растений группы, наиболее четко отражающему ее экологию.

Следующий этап состоит в создании экспертного образа ассоциации на основе присутствия или отсутствия тех или иных социологических групп. Это достигается посредством формальных определений с логическими операторами «И», «ИЛИ» и «НЕ». В итоге выявляется, какие социологические группы должны присутствовать или отсутствовать в описании, чтобы отнести его к определенной единице растительности. Создание этого образа производится таким образом, чтобы группа описаний, отнесенная к той или иной ассоциации, была в максимальной степени близка к уже сложившемуся традиционному представлению о флористическом составе ассоциации и возможному диапазону его варьирования. Анализ показал, что значительное количество традиционных ассоциаций не могло быть определено только на основе флористического состава без данных о доминантах. Поэтому в окончательные формулы ассоциаций были включены сведения о проективном покрытии доминантов.

Например, формула ассоциации *Angelico sylvestris-Cirsietum oleracei* имеет следующий вид:

«Группа *Caltha palustris* и Группа *Cirsium oleraceum* НЕ Группа *Cirsium rivulare* НЕ *Carex cespitosa* проективное покрытие >25% НЕ *Filipendula ulmaria* проективное покрытие >25%».

Это означает, что описание относится к данной ассоциации, если оно содержит социологические группы *Caltha palustris* (*Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*, *Scirpus sylvaticus*) и *Cirsium oleraceum* (*Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*), но, в то же время, оно не содержит группу *Cirsium rivulare* (*Cirsium rivulare*, *Cruciata glabra*, *Valeriana simplicifolia*), а также виды *Carex cespitosa* и *Filipendula ulmaria* с проективным покрытием более 25%.

Метод «Cocktail» был использован В.Б. Голубом и др. [2012] для классификации галофитных растительных сообществ российского побережья Азовского моря.

В целом следует отметить, что контролируемые методы классификации целесообразно применять для территорий с уже хорошо предварительно изученной растительностью, а неконтролируемые методы классификации лучше использовать на территориях в синтаксономическом отношении малоизученных, а также, если ставится задача выявить новые комбинации видов на ранее хорошо исследованной площади.

В России на данном этапе синтаксономической изученности растительности метод «Cocktail» использовать нецелесообразно.

Использование баз геоботанических данных. С появлением компьютеров для хранения коллекций геоботанических описаний стали создаваться электронные базы данных. Кроме накопления информации, электронные базы данных обеспечивают перевод геоботанических описаний в форматы, понятные для других программ, которые позволяют проводить различную их обработку. Базы геоботанических описаний дают

возможность анализировать материал на уровне видов, сообществ, экосистем и ландшафтов. Некоторые ученые считают, что возникло новое направление науки – экоинформатика – дисциплина, изучающая природу на основе знаний, концентрируемых в базах данных, которые характеризуют растительные сообщества в сочетании с абиотическими и историческими факторами. При Международной ассоциации по изучению растительности (IAVS) организована постоянно действующая рабочая группа, занимающаяся проблемами экоинформатики.

В августе 2010 года был подготовлен общемировой каталог геоботанических баз данных (GIVD). К середине 2011 года на нем было зарегистрировано 136 баз данных из 104 стран. Из этого каталога следует, что наибольшее число геоботанических описаний, внесенных в компьютерные базы данных, находится в США – 2108439. В Европе лидером являются Нидерланды – 638001 описаний. Большое число описаний внесено в базы данных Новой Зеландии (468000), Франции (195481), Германии (182560), Чехии (159363), Испании (99193), Великобритании (93988). В России в компьютерных базах было зарегистрировано 21604 геоботанических описания. По количеству компьютеризированных описаний на единицу площади страны, Россия в ряду 104 стран занимает 97-е место, имея 1,3 описания на 1000 км² [Dengler et al., 2011].

Базы данных создаются как с использованием стандартных программ, таких как Microsoft Access, Microsoft Excel или MySQL, так и на основе специальных систем управления базами данных, предназначенных для фитосоциологических исследований. К последним относятся, например, TURBOVEG и BIOTABase.

10.4. Список и краткая характеристика высших единиц растительности России (по Н.Б. Ермакову [2012] *)

В список высших единиц включены классы, и для некоторых классов приведены порядки, которые использованы в «Определителе основных высших единиц растительности средней полосы европейской части России».

ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Cladophoretea glomeratae Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей как прикрепленных ко дну, так и свободно плавающих, образующих скопления (маты) в толще или на поверхности воды, встречающиеся в пресных или солоноватых водах.

Диагностические виды: *Cladophora fracta*, *C. glomerata*, *C. rivularis*, *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Vaucheria dichotoma*, *V. geminata*, *V. sessilis*, *V. terrestris*.

* Авторы выражают благодарность Н.Б. Ермакову за разрешение использовать опубликованный им список синтаксонов.

Lemaneetea Weber-Oldcop 1974

Сообщества пресноводных красных макроводорослей.

Диагностические виды: *Lemanea rigida*, *L. borealis*, *L. condensata*, *Audouinella hermanni*.

Lemnetea O. Bolòs et Masclans 1955

Сообщества свободно плавающих на поверхности и в толще стоячих водоемов неукореняющихся растений (плейстофитов).

Диагностические виды: *Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. gibba*, *Riccia fluitans*, *Ricciocarpos natans*, *Salvinia natans*, *Spirodela polyrhiza*, *Wolffia arrhiza*, *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Utricularia vulgaris*.

Utricularietea intermedio-minoris Den Hartog et Segal 1964

Сообщества погруженных в воду неукорененных хищных растений.

Диагностические виды: *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*, *Aldrovanda vesiculosa*.

Charetea fragilis F. Fukarek ex Krausch 1964

Сообщества с доминированием харовых водорослей (Charophyta).

Диагностические виды: *Chara contraria*, *C. crinita*, *C. delicatula*, *C. globularis*, *C. intermedia*, *C. rudis*, *C. tomentosa*, *Nitella flexilis*, *N. gracilis*, *N. hyalina*, *Nitellopsis obtusa*.

Potametea pectinati Klika in Klika et Novák 1941

Сообщества укореняющихся плавающих или погруженных водных растений в мезотрофных и эвтрофных водоемах.

Диагностические виды: *Elodea canadensis*, *Hippuris vulgaris*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Persicaria amphibia* var. *natans*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. obtusifolius*, *P. perfoliatus*, *P. pusillus*, *Ranunculus aquatilis*, *Sparganium angustifolium*, *S. hyperboreum*, *Trapa natans*.

Montio-Cardaminetea Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Сообщества родников, ключей и горных ручьев часто с доминированием мохообразных.

Диагностические виды: *Brachythecium rivulare*, *B. weigelii*, *Bryum pseudotriquetrum*, *B. schleicheri*, *B. weigelii*, *Brachythecium rivulare*, *Cardamine amara*, *C. pratensis*, *Cerastium cerastioides*, *Cratoneuron commutatum*, *C. filicinum*, *Deschampsia cespitosa*, *Dicranella palustris*, *Epilobium hornemannii*, *Impatiens noli-tangere*, *Montia fontana*, *Palustriella commutata*, *P. decipiens*, *Philonotis fontana*, *P. seriata*, *P. tomentella*, *Pohlia ludwigii*, *P. wahlenbergii*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *R. punctatum*, *Saxifraga stellaris*, *Scapania uliginosa*, *S. undulata*, *Stellaria calycantha*, *Veronica beccabunda*.

Littorelletea Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Произрастающие под водой сообщества мелководий пресноводных озер на песчаных, галечниковых или торфянистых субстратах.

Диагностические виды: *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Pilularia globulifera*, *Ranunculus aquatilis*, *R. reptans*, *Subularia aquatica*.

Isoeto-Nano-Juncetea Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. et al. 1952

Пионерные сообщества эфемерных растений периодически затопливаемых песчано-илистых местообитаний.

Диагностические виды: *Alisma gramineum*, *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica*, *Peplis alternifolia*, *Physcomitrella patens*, *Plantago major* subsp. *intermedia*, *Pulicaria vulgaris*, *Riccia cavernosa*, *huebeneriana*, *Potentilla supina*.

Crypsidetea aculeatae Vicherek 1973

Пионерные сообщества с преобладанием однолетников в периодически затопляемых местообитаниях с очень изменчивым режимом увлажнения и засоления верхнего слоя почвы.

Диагностические виды: *Chenopodium glaucum*, *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Spergularia maritima*.

Phragmito-Magno-Caricetea Klika in Klika et Novák 1941

Сообщества укорененных возвышающихся над водой растений берегов и прибрежной зоны водоемов, сообщества болотистых лугов и травяных болот.

Диагностические виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. atherodes*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophylla*, *Cicuta virosa*, *Cladium mariscus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *E. austriaca*, *Galium palustre*, *Glyceria maxima*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *L. thyrsiflora*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Persicaria amphibia*, *Peucedanum palustre*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Rorippa amphibia*, *Rumex hydrolapathum*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus radicans*, *Scutellaria galericulata*, *Sium latifolium*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Stachys palustris*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *T. laxmanii*, *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga*.

Phragmitetalia communis Koch 1926

Сообщества возвышающихся над водой укорененных растений водотоков и водоемов с разными типами грунта.

Диагностические виды: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*.

Magno-Caricetalia Pignatti 1953

Порядок объединяет сообщества с доминированием или высоким участием видов рода *Carex*. Как правило, эти сообщества располагаются полосами вдоль берегов рек и озер, занимают неглубокие понижения в поймах рек, а также придорожные каналы, достигающие уровня грунтовых вод.

Диагностические виды: *Calla palustris*, *Carex acuta*, *C. atherodes*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophylla*, *Cicuta virosa*.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ, ПРИБРЕЖНЫХ МОРСКИХ ЗАИЛЕННЫХ РАВНИН, СОЛОНОВАТЫХ ВОДОЕМОВ И ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЗАСОЛЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Zosteretea marinae Pignatti 1953

Травянистая растительность морских мелководий.

Диагностические виды: *Cymodocea nodosa*, *Halophila stipulacea*, *Posidonia oceanica*, *Zostera angustifolia*, *Z. marina*, *Z. noltii*.

Ruppiaetea maritimae J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964

Полупогруженная укоренившаяся эвгалинная растительность на заиленных песчаных морских и эстуарных берегах со слабо выраженными колебаниями уровня воды во время приливов и отливов.

Диагностические виды: *Althenia filiformis*, *Carex mackenziei*, *Eleocharis parvula*, *E. uniglumis*, *Hippuris tetraphylla*, *H. vulgaris*, *Limosella aquatica*, *Najas marina*, *Ranunculus peltatus* subsp. *baudotii*, *Ruppia cirrhosa*, *R. maritima*, *Zanichellia palustris*.

Thero-Salicornietea Tx. in Tx. et Oberd. 1958

Пионерные сообщества однолетних суккулентных галофитов на засоленных периодически затопляемых местообитаниях.

Диагностические виды: *Bassia hirsuta*, *Camphorosma annua*, *C. songorica*, *Halimione pedunculata*, *Haloepelis amplexicaulis*, *Microcnemum coralloides*, *Salicornia europaea* s.l. (incl. *S. brachystachya*, *S. europaea*, *S. obscura*, *S. patula*, *S. perennans*, *S. pojarkovae*, *S. pusilla*, *S. ramosissima*, *S. stricta*), *Salicornia procumbens* s.l. (incl. *S. borysthenica*, *S. dolichostachya*, *S. emerici*, *S. fragilis*, *S. lutescens*, *S. nitens*, *S. pojarkovae*, *S. veneta*), *Salsola acutifolia*, *S. soda*, *Suaeda* подрод *Brezia* (*S. albescens*, *S. corniculata*, *S. maritima*, *S. pannonica*, *S. prostrata*, *S. salsa*, *S. spicata*), *Suaeda* подрод *Schoberia* (*S. acuminata*, *S. splendens*).

Salicornietea fruticosae Br.-Bl. et Tx. ex A. Bolòs y Vayreda 1950

Флористически бедные сообщества с доминированием кустарничковых и полукустарничковых (хамефитов и нано-фанерофитов) суккулентных гипергалофитов, распространенные на территории Евразии и Северной Африки.

Диагностические виды: виды трибы *Salicornieae* (*Arthrocnemum fruticosum*, *A. perenne*, *A. macrostachyum*, *Kalidium capsicum*, *K. foliatum*, *K. gracile*), *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys belangeriana*.

Kalidietea foliati Mirkin et al. ex Rukhlenko 2012

Сообщества многолетних низких кустарничковых и полукустарничковых суккулентных гипергалофитов континентальной части северной Евразии.

Диагностические виды: *Kalidium capsicum*, *K. foliatum*, *K. gracile*, *Salsola aralensis*, *S. crassa*, *S. lanata*, *S. transoxana*, *S. turcomanica*, *S. acutifolia*, *S. arbuscula*, *S. dendroides*, *S. foliosa*, *S. kali*, *S. nitraria*, *S. orientalis*, *S. passerina*, *S. paulsenii*, *S. soda*, *Petrosimonia brachiata*, *P. glauca*, *P. oppositifolia*, *P. sibirica*, *P. triandra*, *Halocnemum strobilaceum*, а также отсутствие видов рода *Arthrocnemum*.

Juncetea maritimi Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952

Маршевые луга, постоянно и переменнo влажные, на глинистых или песчаных заиленных субстратах слабонаклонных морских берегов, обычно выше линии средних приливов, и заболоченные галофитно-луговые сообщества побережий внутренних соленых озер.

Диагностические виды: *Aeluropus littoralis*, *Armeria maritima*, *Artemisia maritima*, *Aster tripolium*, *Blysmus rufus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Bryum calophyllum*, *B. marratii*, *B. salinum*, *B. warneum*, *Desmatodon cernuus*, *D. unrainicus*, *Carex divisa*, *C. extensa*, *C. glareosa*, *C. mackenziei*, *C. marina*, *C. norvegica*, *C. paleacea*, *C. salina*, *C. subspatheacea*, *C. ursina*, *Conardia compacta*, *Eleocharis uniglumis*, *Erianthus ravennae*, *Frankenia laevis*, *Gentianopsis detonsa*, *Glaux maritima*, *Imperata cylindrica*, *Juncus acutus*, *J. gerardii*, *J. heldreichianus*, *J. littoralis*, *J. maritimus*, *Limonium sinuatum*, *L. gmelinii*, *Plantago distans*, *P. maritima*, *Potentilla anserina* subsp. *egedii*, *Primula nutans*, *Puccinellia distans* subsp. *borealis*, *P. maritima*, *P. phryganodes*, *Scirpoides holoschoenus*, *Spergularia salina*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritimum*.

Bolboschoenetea maritimi Vicherek et Tüxen 1969 ex Tüxen et Hüllbusch 1971

Сообщества водоемов с солоноватой водой по пониженным местам берегов лиманов, рек с переменным увлажнением в лесостепной и степной зонах.

Диагностические виды: *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus tabernaemontani*.

Saginetea maritimae Westhoff et al. 1962

Эфемерная растительность приморских и континентальных нарушенных засоленных местообитаний.

Диагностические виды: *Aizoon hispanicum*, *Apium graveolens*, *Aster tripolium*, *Bupleurum tenuissimum*, *Carex distans*, *Centaurium littorale*, *Chenopodium chenopodioides*, *Cochlearia danica*, *Crypsis aculeata*, *Frankenia hirsuta*, *F. pulverulenta*, *Glaux maritima*, *Hordeum marinum*, *Hymenolobus procumbens*, *Juncus gerardii*, *Lotus tenuis*, *Odontites litoralis*, *Parapholis incurva*, *Plantago coronopus*, *P. maritima*, *P. weldenii*, *Sagina maritima*, *S. nodosa*, *Tortella flavovirens*, *Valantia muralis*.

Festuco-Puccinellietea Soó ex Vicherek 1973

Степные сообщества на солонцовых почвах внутренних районов Евразии.

Диагностические виды: таксоны секций *Puccinellia* (*P. distans* s.l.), *Xerotropis* (*P. tenuissima*, *P. festuciformis*) рода *Puccinellia*, широколиственные таксоны секции *Limonium* (*L. gmelinii*, *L. meyeri*, *L. sareptanum*, *L. tomentellum*) рода *Limonium*, таксоны секции *Seriphidium* рода *Artemisia* (*A. lerchiana*, *A. nitrosa*, *A. pauciflora*, *A. santonicum*, *A. schrenkiana*, *A. taurica*), узколистные таксоны *Festuca* (*F. beckeri*, *F. pseudodalmatica*, *F. pseudovina*, *F. valesiaca*).

Cakiletea maritimae Tx. et Preising ex Br.-Bl. et Tx. 1952

Пионерная галофитно-нитрофильная растительность однолетников на рыхлых песчаных и галечниковых субстратах аккумулятивных форм Атлантического, Средиземноморского и Азово-Черноморского побережий.

Диагностические виды: *Atriplex calotheca*, *A. glabriuscula*, *A. longipes*, *A. prostrata*, *A. tatarica*, *Bassia hirsuta*, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, *Cakile maritima*, *Glaucium flavum*, *Lepidium latifolium*, *Polygonum maritimum*, *P. oxyspermum* subsp. *raii*, *Raphanus raphanistrum* subsp. *landra*, subsp. *maritimus*, *Salsola kali* subsp. *kali*, *S. kali* subsp. *tragium*, *S. soda*, *Tripleurospermum maritimum*, *Xanthium italicum*.

Achnatheretea splendentis Mirkin et al. 1988

Сообщества с доминированием чия на слабо засоленных местообитаниях континентальных районов степной зоны южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Achnatherum splendens* (dom.), *Knorringia sibirica*.

Honckenyo-Elymetea arenarii Tx. 1966

Растительность песчаных, галечных и гравийных пляжей, береговых валов и дюн, обогащенных органическим детритом, распространенная преимущественно на побережьях северных морей.

Диагностические виды: *Alopecurus arundinaceus*, *Cochlearia sibirica*, *Conioselinum tataricum*, *Crambe maritima*, *Festuca richardsonii*, *Heracleum sibiricum*, *Honckenya peploides*, *Leymus arenarius*, *Mertensia maritima*, *Petasites spurius*, *Rumex pseudonatronatus*, *Silene maritima* var. *islandica*, *Tripleurospermum maritimum*.

Ammophiletea Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Прибрежно-дюнная растительность морских побережий Европы, Прикаспия, Северной Америки.

Диагностические виды: *Calamnophila baltica*, *Ammophila arenaria* subsp. *arenaria*, *Astrodaucus littoralis*, *Calystegia soldanella*, *Carex arenaria*, *C. ligerica*, *Centaurea arenaria*, *Cyperus capitatus*, *Elytrigia elongatiformis*, *Ephedra distachya*, *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*, *Leymus racemosus* subsp. *racemosus*, *Leymus racemosus* subsp. *sabulosus*, *Lobularia maritima*, *Medicago marina*, *Otanthus maritimus*, *Pancratium maritimum*, *Stachys maritima*.

Nerio-Tamaricetea Br.-Bl. et O. Bolòs 1958

Галерейные леса и долинные кустарниковые сообщества аридных и субаридных районов Южной Европы и Центральной Азии, приуроченные к экотопам с близким залеганием грунтовых вод и различной степенью засоленности почвы.

Диагностические виды: *Arundo donax*, *Cryphaea heteromalla*, *Cynanchum acutum*, *C. sibiricum*, *Erianthus ravennae*, *Gomphocarpus fruticosus*, *Imperata cylindrica*, *Nerium oleander*, *Periploca graeca*, *Tamarix hysspida*, *T. laxa*, *T. florida*, *T. ramosissima*, *T. hohenackeri*, *T. tetrandia*, *Vitex agnus-castus*.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТРЕЩИН СКАЛ, ОСЫПЕЙ И ГАЛЕЧНИКОВ

Asplenietea trichomanis (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977

Растительность расщелин и поверхностей горных скал и каменных стен Евразии, Северной Африки и Гренландии

Диагностические виды: *Asplenium ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes*, *A. viride*, *Ceterach officinarum*, *Cheilanthes argentea*, *Cystopteris sudetica*, *C. fragilis*, *Draba fladnizensis*, *Dryopteris fragrans*, *Hylotelephium populifolium*, *Polypodium vulgare* s.l., *Potentilla brachypetala*, *Saxifraga juniperifolia*, *S. paniculata*, *Sedum spurium*, *Sempervivum pumilum*, *Silene saxatilis*, *Woodsia alpina*, *W. glabella*, *W. ilvensis*.

Thlaspietea rotundifolii Br.-Bl. 1948

Открытые сообщества каменистых осыпей и галечникового аллювия.

Диагностические виды: *Arabis alpina*, *Cardaminopsis arenosa*, *Cerastium polymorphum*, *C. alpinum*, *C. uniflorum*, *Chaenarrhinum minus*, *Chamerion dodonaei*, *C. latifolium*, *Doronicum grandiflorum*, *Gymnocarpium robertianum*, *Linaria alpina*, *Matricaria caucasica*, *Minuartia imbricata*, *Oxyria digyna*, *Papaver radiculatum*, *Poa alpina*, *P. cenisia*, *Polystichum lonchitis*, *Racomitrium canescens*, *Ranunculus alpestris*, *R. glacialis*, *R. seguieri*, *Rumex scutatus*, *Saxifraga sibirica*, *S. oppositifolia*, *Sedum anuum*, *S. tenellum*, *Silene uniflora*, *Veronica fruticans*, *V. minuta*, *Vicia caucasica*.

БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Scheuchzerio-Caricetea fuscae Tx. 1937

Олиго-мезотрофные и мезотрофные торфяные болота с преобладанием мелких осок и мохообразных.

Диагностические виды: *Betula nana*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex chordorrhiza*, *C. diandra*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. livida*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Drosera anglica*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *E. gracile*, *E. latifolium*, *E. polystachyon*, *Hammarbya paludosa*, *Juncus stygius*, *Menyanthes trifoliata*, *Pedicularis palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Rhynchospora fusca*, *Salix rosmarinifolia*, *Scheuchzeria palustris*, *Schoenus ferrugineus*, *Scorpidium scorpioides*, *Sphagnum fallax*, *S. obtusum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*, *Warnstorffia exannulata*.

Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Голарктические олиготрофные кустарничково-сфагновые верховые и переходные болота и заболоченные пустоши.

Диагностические виды: *Andromeda polifolia*, *Aulacomnium palustre*, *Betula nana*, *Calypogeia sphagnicola*, *Carex pauciflora*, *Chamaedaphne calyculata*, *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, *Eriophorum vaginatum*, *Kurzia pauciflora*, *Ledum palustre*, *Lophozia laxa*, *Lycopodiella inundata*, *Mylia anomala*, *Odontoschisma sphagni*, *Oxycoccus microcarpus*, *O. palustris*, *Polytrichum strictum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. compactum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *S. russowii*, *S. tenellum*, *Vaccinium uliginosum*.

Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Низинные эвтрофные черноольховые, пушистоберезовые заболоченные леса и заросли ивовых кустарников на торфянистой почве.

Диагностические виды: *Alnus glutinosa* (dom.), *Amblystegium humile*, *Betula pubescens* (dom.), *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Carex acutiformis*, *C. caespitosa*, *C. elongata*, *C. juncella*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *D. cristata*, *Frangula alnus*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *G. elongatum*, *Lycopus europaeus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Ribes nigrum*, *Salix aurita*, *S. borealis*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Sphagnum squarrosum*, *Thelypteris palustris*.

Alnetalia glutinosae R. Tx. 1937

Низинные эвтрофные черноольховые и пушистоберезовые заболоченные леса.

Диагностические виды те же, что у класса.

Salicetalia auritae Doing ex Krausch 1968

Кустарниковые низинные болота.

Диагностические виды: *Salix aurita*, *S. cinerea* (dom.), *S. pentandra*.

АРКТО-АЛЬПИЙСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Mulgedio-Aconitetea Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Евросибирские субальпийские и субарктические высокотравные луга, редко-леса и заросли кустарников.

Диагностические виды: *Aconitum lycoctonum*, *A. septentrionalis*, *A. napellus*, *A. baicalense*, *A. nasutum*, *Adenostyles alliariae*, *Anemoneastrum narcissiflorum*, *Angelica recurrens*, *Astrantia maxima*, *Athyrium distentifolium*, *Betula tortuosa*, *Bupleurum aureum*, *Calamagrostis villosa*, *Campanula latifolia*, *Cerastium pauciflorum*, *Cicerbita alpina*, *Cirsium helenioides*, *Conioselinum tataricum*, *Delphinium elatum*, *Doronicum altaicum*, *D. austriacum*, *Geranium albiflorum*, *G. krylovii*, *G. sylvaticum*, *Heracleum dissectum*, *H. sphondylium*, *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*, *Myosotis sylvatica*, *Oreopteris limbosperma*, *Pedicularis incarnate*, *Pleurospermum uralense*, *Polemonium caeruleum*, *Primula pallasii*, *Ranunculus platanifolius*, *Rumex alpestris*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *Saussurea latifolia*, *Senecio nemorensis*, *Solidago virgaurea*, *S. dahurica*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Veratrum album*, *V. lobelianum*, *Viola biflora*, *Streptopus amplexifolius*.

Betulo ermanii-Ranunculetea acris Suzuki-Tokio 1964

Высокотравные и кустарниковые субальпийские сообщества приокеанических районов северо-восточной Азии.

Диагностические виды: *Betula ermanii*, *Duschekia kamtschatica*, *D. maximowiczii*, *D. manshurica*, *D. sinuate*, *Sambucus sambucifolia*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Trisetum sibiricum*, *Veratrum oxycepalum*, *Lonicera caerulea*, *Saussurea pseudotilesii*, *Rosa amblyotis*, *Carex pallida*, *Streptopus streptopoides* var. *japonicus*, *Tiarella polyphylla*, *Vaccinium smallii*, *Viburnum furcatum*.

Salicetea herbaceae Br.-Bl. 1948

Арктоальпийские сообщества кустарничковых ив, развивающиеся в приснежных местообитаниях с постоянным подтоком холодных вод от тающих снегов.

Диагностические виды: *Alopecurus alpinus*, *Anthelia juratzkana*, *Andreaea alpestris*, *A. blyttii*, *A. crassinervia*, *A. nivalis*, *A. obovata*, *Arctoa andersonii*, *A. fulvella*, *Arenaria biflora*, *Brachythecium coruscum*, *Cardamine bellidifolia*, *Cephalozia ambigua*, *Cerastium cerastioides*, *C. arcticum*, *C. regelii*, *Conostomum tetragonum*, *Draba alpina*, *D. lactea*, *Gnaphalium supinum*, *Harrimanella hypnoides*, *Kiaeria falcata*, *K. starkei*, *Luzula alpinopilosa*, *L. arctica*, *L. confusa*, *Marsupella brevissima*, *Minuartia biflora*, *Minuartia rossii*, *Moerckia blyttii*, *Pleurocladula albescens*, *Poa arctica*, *Pohlia drummondii*, *Polytrichum sexangulare*, *Racomitrium sudeticum*, *Ranunculus acris* subsp. *borealis*, *R. crenatus*, *R. glacialis*, *R. nivalis*, *R. pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Salix herbacea*, *S. polaris*, *Sauteria alpina*, *Saxifraga flagellaris*, *S. nivalis*, *S. rivularis*, *Sibbaldia procumbens*, *Solorina crocea*, *Stellaria crassipes*, *Taraxacum croceum*, *Taraxacum steveni*, *Veronica alpina*.

Carici rupestris-Kobresietea bellardii Ohba 1974

Арктоальпийские кустарничковые и злаково-осоковые хионофобные тундры, луга и пустоши на малоснежных местообитаниях.

Диагностические виды: *Androsace arctisibirica*, *A. chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Arenaria capillaris*, *Aster alpinus*, *Astragalus alpinus*, *A. australis*, *A. norvegicus*, *Campanula uniflora*, *Carex capillaris*, *C. curvula*, *C. glacialis*, *C. misandra*, *C. nardina*, *C. parviflora*, *C. rupestris*, *C. scirpoidea*, *Carex ledebouriana*, *Chamorchis alpina*, *Comastoma tenellum*, *Draba siliquosa*, *Dryas octopetala*, *D. oxydonta*, *Dryas punctata*, *Eremogone capillaris*, *Erigeron uniflorus*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Gentiana nivalis*, *G. prostrata*, *Kobresia myosuroides*, *Lesquerella arctica*, *Lloydia serotina*, *Lomatogonium carinthiacum*, *Luzula multiflora*, *Minuartia sedoides*, *Oxytropis halleri*, *O. lapponica*, *O. ochotensis*, *Pedicularis flammea*, *P. lanata*, *P. oederi*, *Pertusaria subobducens*, *Phippsia algida*, *Poa arctica*, *Potentilla crantzii*, *Potentilla nivea*, *Saxifraga firma*, *S. hyperborea*, *S. oppositifolia*, *Sedum tenellum*, *Silene acaulis*, *S. uralensis*, *Sphaerophorus globosus*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon rivulorum*, *Thamnia vermicularis*, *Tofieldia coccinea*.

Loiseleurio-Vaccinietea Egger ex Schubert 1960

Арктоальпийские эрикоидно-кустарничковые и кустарничково-кустарничковые сообщества Евразии и Северной Америки.

Диагностические виды: *Aconogonon tripterocarpum*, *Alectoria ochroleuca*, *Arctous alpina*, *Arctostaphylos alpina*, *Asahinea chrysantha*, *Aulacomnium turgidum*, *Betula nana*, *B. exilis*, *B. rotundifolia*, *B. divaricata*, *Cassiope ericoides*, *C. tetragona*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia bellidiflora*, *C. carneola*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Diapensia lapponica*, *Dicranum fuscescens*, *Empetrum hermaphroditum*, *E. nigrum*, *Flavocetraria nivalis*, *Hierochloa alpina*, *Ledum decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia frigida*, *Pedicularis lapponica*, *Phyllodoce caerulea*, *Pinus mugo*, *Pinus pumila*, *Rhododendron adamsii*, *R. aureum*, *R. caucasicum*, *R. ferrugineum*, *R. myrtifolium*, *R. parvifolium*, *R. redowskianum*, *Salix glauca*, *S. lanata*,

Sorbaria pallasii, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis*, *Vaccinium minus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*.

Для диагноза класса важны физиономические особенности (господство эрикоидных кустарничков и низких субарктических и подгольцовых кустарников), так как диагностический набор видов представлен видами с широкими экологическими диапазонами.

Rhodioletea quadrifidae Hilbig 2000

Сообщества осыпей высокогорного пояса гор южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Cerastium pusillum*, *Lagotis integrifolia*, *Melandrium apetalum*, *Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga cernua*, *Smelowskia alba*, *S. calycina*.

Caricetea curvulae Br.-Bl. 1948

Ацидофильные альпийские луга северной Евразии.

Диагностические виды: *Agrostis mertensii*, *A. rupestris*, *Bartramia subulata*, *Belardiochloa violacea*, *Campanula alpina*, *Carex aterrima*, *C. bigelowii*, *C. brunnescens*, *C. curvula*, *C. fuliginosa*, *C. sempervirens*, *C. umbrosa*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia bellidiflora*, *C. ecmocyna*, *Diaphasiastrum alpinum*, *Erigeron alpinus*, *Eritrichietum caucasicum*, *Euphrasia ossica*, *Festuca supina*, *F. versicolor*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Gentiana acaulis*, *G. punctata*, *Helictotrichon versicolor*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Huperzia selago*, *Juncus trifidus*, *Leontodon croceus*, *Leucanthemopsis alpina*, *Luzula spicata*, *Minuartia recurva*, *Oreochloa disticha*, *Pedicularis comosa*, *Potentilla aurea*, *Primula minima*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Thamnolia vermicularis*, *Trifolium polyphyllum*, *Veronica bellidioides*.

ЛУГА, СТЕПИ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ ОПУШЕК

Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937

Вторичные послелесные луга умеренной зоны Западной Евразии на достаточно богатых незасоленных почвах.

Диагностические виды: *Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Ajuga reptans*, *Alopecurus pratensis*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Bromopsis inermis*, *Carum carvi*, *Centaurea jacea*, *Cerastium holosteoides*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Galium boreale*, *Geranium pratense*, *Inula britannica*, *Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Lotus corniculatus*, *Molinia caerulea*, *Phleum pratense*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *P. media*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Potentilla anserina*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus aconitifolius*, *R. acris*, *R. repens*, *Rhinanthus minor*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Stellaria graminea*, *Succisa pratensis*, *Taraxacum sect. Ruderalia*, *Trifolium pratense*, *repens*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*, *V. sepium*.

Molinietalia Koch 1926

Влажные луга на минеральных почвах.

Диагностические виды: *Achillea cartilaginea*, *A. ptarmica*, *Allium angulosum*, *Carex vulpina*, *Cnidium dubium*, *Coronaria flos-cuculi*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Gratiola officinalis*, *Juncus effusus*, *Lathyrus palustris*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Poa palustris*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus auricomus*, *R. repens*, *Rorippa brachycarpa*, *Sanguisorba officinalis*, *Silaum silaus*, *Sonchus palustris*, *Stellaria palustris*, *Thalictrum flavum*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia*.

Arrhenatheretalia Pawlowski et al. 1928

Мезофильные луга на хорошо дренированных минеральных почвах.

Диагностические виды те же, что у класса.

Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986

Остепненные луга Восточной Европы и Западной Сибири, формирующиеся в условиях континентального климата.

Диагностические виды: *Amoria montana*, *Astragalus danicus*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca pseudovina*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Phlomoidea tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Rosa majalis*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Veronica spicata*.

Calamagrostetea langsдорffii Mirk. in Achtjamov et al. 1985

Восточноазиатские сообщества болотистых пойменных лугов со стабильным дополнительным грунтовым увлажнением, смягчающим негативное воздействие периодов дефицита влаги, свойственных муссонному режиму климата.

Диагностические виды: *Anemonidium dichotomum*, *Calamagrostis langsдорffii*, *Caltha membranacea*, *Carex appendiculata*, *C. schmidtii*, *Filipendula palmata*, *Fimbripetalum radians*, *Galium davuricum*, *Iris laevigata*, *Lathyrus pilosus*, *Lysimachia davurica*, *Sanguisorba parviflora*, *Saussurea amurensis*, *Stachys aspera*.

Arundinello anomalae–Agrostetea trinii Ermakov et Krestov 2009

Восточноазиатские сообщества в разной степени остепненных суходольных и долинных внепойменных лугов и луговых степей, формирующихся в местообитаниях с переменным режимом атмосферного увлажнения муссонного климата и с выраженным дефицитом влаги в вегетационный период.

Диагностические виды: *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora verticillata*, *A. pereskiiifolia*, *Agrostis trinii*, *Artemisia desertorum*, *A. integrifolia*, *A. stenophylla*, *Arundinella anomala*, *Aster tataricus*, *Campanula cephalotes*, *Carex diplasiocarpa*, *Dianthus chinensis*, *Eupatorium lindleyanum*, *Galium verum*, *Gentiana scabra*, *Geranium vlassowianum*, *Hemerocallis minor*, *Iris ensata*, *Lathyrus quinquenervius*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Patrinia scabiosifolia*, *Potentilla fragarioides*, *Ptarmica acuminata*, *Ranunculus japonicus*, *Sedum aizoon*, *Serratula manshurica*, *Thalictrum amurense*, *Trommsdorffia ciliata*, *Vicia amoena*, *V. pseudorobus*.

Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Ксеротермные и гемиксеротермные степи западной Палеарктики.

Диагностические виды: *Abietinella abietina*, *Achillea setacea*, *Aconitum anthora*, *Adonis vernalis*, *A. volgensis*, *Ajuga laxmannii*, *Allium lineare*, *Artemisia austriaca*, *A. campestris*, *A. glauca*, *A. latifolia*, *A. pontica*, *A. sericea*, *Asperula cynanchica*, *Astragalus danicus*, *Bellevallia sarmatica*, *Bromus erectus*, *Campanula glomerata*, *Carex caryophyllea*, *C. humilis*, *C. montana*, *C. supina*, *Carlina acaulis*, *Centaurea jacea*, *C. orientalis*, *C. ruthenica*, *C. scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Echinops ritro* subsp. *ruthenicus*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia esula*, *Festuca pseudovina*, *F. rupicola*, *F. valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Hypericum elegans*, *H. perforatum*, *Inula salicina*, *Koeleria cristata*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Phleum phleoides*, *Phlomoidea tuberosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago media*, *P. urvillei*, *Poa angustifolia*, *Polygala comosa*, *Potentilla arenaria*, *P. humifusa*, *Pulsatilla patens*, *Ranunculus polyanthemus*, *Rhytidium rugosum*, *Salvia nutans*, *S. pratensis*, *S. verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Scorzonera austriaca*, *S. humilis*, *Seseli libanotis*, *Stachys recta*, *Stipa capillata*, *S. dasyphylla*, *S. pennata* s.l., *S. lessingiana*, *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *S. ucrainica*, *S. zalesskyi*, *Tephrosieris integrifolia*, *Tri-*

folium montanum, *Valeriana dubia*, *Verbascum chaixii*, *V. lychnitis*, *V. phoeniceum*, *Veronica spicata*.

Helianthemo-Thymetea Romashchenko, Didukh et Solomakha 1996

Ксеро- и мезоксеротермные вечнозеленые кустарничковые сообщества обычно с доминированием видов *Lamiaceae* на сухих каменистых незасоленных и бедных нитратами кальцефильных почвах в юго-западной части Центральной Русской возвышенности.

Диагностические виды: *Asperula tephrocarpa*, *Gypsophila oligosperma*, *Hyssopus cretaceus*, *Linum ucrainicum*, *Onosma tanaitica*, *Orthanta lutea*, *Pimpinella titanophila*, *Teucrium polium*, *Thymus cretaceus*, *Scrophularia cretacea*.

Festucetea vaginatae Soó ex Vicherek 1972

Континентальные псаммофитные степи и сухие луга.

Диагностические виды: *Allium guttatum*, *Alyssum gmelinii*, *A. tortuosum*, *Anchusa popovii*, *Artemisia marschalliana*, *Astragalus varius*, *Carex colchica*, *Equisetum ramosissimum*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophyla paniculata*, *Onosma borysthena*, *Peucedanum arenarium*, *Secale sylvestre*, *Stipa borysthena*.

Koelerio-Corynephoretea Klika in Klika et Novák 1941

Пионерная растительность на сухих слабо развитых песчаных почвах и выходах кислых горных пород.

Диагностические виды: *Acinos arvensis*, *Arabidopsis thaliana*, *Arenaria serpyllifolia*, *Astragalus arenarius*, *Centaurea diffusa*, *Cerastium semidecandrum*, *Ceratodon purpureus*, *Chondrilla juncea*, *Corynephorus canescens*, *Dianthus arenarius*, *Erodium cicutarium*, *Festuca polesica*, *Gypsophyla fastiginata*, *Helichrysum arenarium*, *Herniaria glabra*, *Hieracium echinoides*, *H. pilosella*, *Jasione montana*, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Linaria genistifolia*, *Myosotis micrantha*, *Otites borysthena*, *Poa bulbosa*, *Polytrichum piliferum*, *Potentilla argentea*, *Racomitrium canescens*, *Rumex acetosella*, *Scleranthus annuus*, *S. perennis*, *Sedum acre*, *Silene chlorantha*, *Teesdalia nudicaulis*, *Thymus serpyllum*, *Trifolium arvense*, *Veronica arvensis*, *V. dillenii*, *V. fruticans*, *V. praecox*, *V. verna*.

Calluno-Ulicetea Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Пустошные луга на бедных кислых почвах равнинных и низкогорных районов Европы.

Диагностические виды: *Agrostis tenuis*, *Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calluna vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Carex leporina*, *C. pillifera*, *Deschampsia flexuosa*, *Dianthus deltoides*, *Genistella sagittalis*, *Hieracium pilosella*, *Luzula campestris*, *L. multiflora*, *Lycopodium clavatum*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum*, *Potentilla erecta*, *Sieglingia decumbens*, *Vaccinium myrtillus*.

Trifolio-Geranietea sanguinei T. Müller 1962

Луговые сообщества лесных опушек и редколесий.

Диагностические виды: *Agrimonia asiatica*, *Amoria montana*, *Campanula bononiensis*, *C. persicifolia*, *Clinopodium vulgare*, *Fragaria viridis*, *Geranium sanguineum*, *Hypericum elegans*, *H. perforatum*, *Inula aspera*, *I. hirta*, *I. salicina*, *Lathyrus sylvestris*, *L. tuberosus*, *Origanum vulgare*, *Pyrethrum corymbosum*, *Securigera varia*, *Silene nutans*, *Trifolium medium*, *Veronica spuria*, *V. teucrium*, *Vicia pisiformis*, *V. tenuifolia*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Viola hirta*.

Cleistogenetea squarrosae Mirkin et al. 1986

Степи Восточной Сибири, Центральной и Восточной Азии.

Диагностические виды: *Agropyron cristatum*, *Allium anisopodium*, *Artemisia frigida*, *Bupleurum bicaule*, *Caragana pygmaea*, *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Ephedra monosperma*, *Goniolimon speciosum*, *Heteropappus altaicus*, *Koeleria cristata*, *Kochia prostrata*, *Leymus chinensis*, *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *P. sericea*, *Stipa krylovii*.

Stipetea glareosae-gobicae Hilbig 2000

Опустыненные степи Центральной Азии.

Диагностические виды: *Ajania achilleoides*, *A. fruticulosa*, *Cleistogenes songorica*, *Convolvulus ammannii*, *Lagochilus ilicifolius*, *Oxytropis aciphylla*, *Ptilotrichum canescens*, *Scorzonera pseudodivariata*, *Stipa glareosa*, *S. gobica*.

Artemisio santolinifoliae–Berberidetea sibiricae Ermakov, Chytrý et Valachovič 2006

Горные сообщества каменистых осыпей степного и лесостепного поясов Центральной и Северной Азии.

Диагностические виды: *Artemisia rutifolia*, *A. santolinifolia*, *A. gmelinii*, *Atraphaxis laetevirens*, *A. pungens*, *Berberis sibirica*, *Euphorbia tshuiensis*, *E. humifusa*, *Erysimum flavum*, *Elytrigia geniculata*, *Grossularia acicularis*, *Rubia cordifolia*, *Ulmus macrocarpa*, *U. pumila*, *Vincetoxicum sibiricum*.

Brometea korotkii Hilbig et Korolyuk 2000

Ксерофитные песчаные степи Убсу-Нурской котловины.

Диагностические виды: *Artemisia tomentella*, *Bromopsis korotkyi*, *Corispermum mongolicum*, *Hedysarum fruticosum*, *Pugionium pterocarpum*, *Thesium refractum*.

**БОРЕАЛЬНЫЕ И СУББОРЕАЛЬНЫЕ СВЕТЛОХВОЙНЫЕ
И МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА**

Pyrolo-Pinetea Korneck 1974

Евросибирские (суб)континентальные термофильные сосновые леса Центральной Европы, юга Восточной Европы и Западной Сибири на песчаных отложениях и обнажениях коренных пород.

Диагностические виды: *Artemisia scoparia*, *Astragalus monspessulanus*, *A. onobrychis*, *A. peduliflorus*, *Carex ericetorum*, *C. supina*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Dianthus arenarius*, *Festuca beckeri*, *Gypsophylla altissima*, *G. paniculata*, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Ononis rotundifolia*, *O. pupilla*, *Oxytropis campanulata*, *Potentilla humifusa*, *Pulsatilla patens*, *Silene baschkirorum*, *S. chlorantha*, *Stipa pennata* subsp. *sabuletorum*, *Veronica spicata*.

Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Хвойные таежные леса Евразии на кислых почвах.

Диагностические виды: *Cornus suecica*, *Dicranum drummondii*, *D. flexicaule*, *D. fragilifolium*, *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Goodyera repens*, *Hylocomium splendens*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *L. cajanderi*, *L. gmelinii*, *Linnaea borealis*, *Listera cordata*, *Lonicera caerulea* s.l., *Moneses uniflora*, *Monotropa hypopitys*, *Orthilia secunda*, *O. obtusata*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Picea abies*, *P. obovata*, *P. jezoensis*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pyrola media*, *P. rotundifolia*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*.

Pinetalia sylvestris Oberd. 1957

Бореальные олиготрофные сосновые леса Северной Евразии.

Диагностические виды: *Antennaria dioica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Carex ericetorum*, *Chimaphilla umbellata*, *Cladonia stellaris*, *C. amaurocrea*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Hieracium pilosella*, *Monotropa hypopitys*, *Peucedanum oreoselinum*, *Pinus sylvestris*, *Polytrichum piliferum*, *Pulsatilla patens*, *Pyrola chlorantha*, *Rumex acetosella*, *Scorzonera radiata*, *S. humilis*, *Viola arenaria*, *V. rupestris*.

Piceetalia excelsae Pawlowski et al. 1928

Евразийские типичные темнохвойные таежные леса.

Диагностические виды: *Abies sibirica*, *Athyrium filix-femina*, *Cinna latifolia*, *Circaea alpina*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. jessoense*, *Listera cordata*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Padus avium*, *Phegopteris connectilis*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Sorbus sibirica*.

Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Мелколиственно-светлохвойные смешанные и мелколиственные мезофильные травяные леса, широко распространенные в умеренно континентальных гумидных и умеренно гумидных климатических условиях Южной Сибири.

Диагностические виды: *Agrimonia pilosa*, *Angelica sylvestris*, *Brachypodium pinnatum*, *Bupleurum aureum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cimicifuga foetida*, *Hieracium umbellatum*, *Iris ruthenica*, *Lilium pilosiusculum*, *Pleurospermum uralense*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Serratula coronata*, *Vicia sepium*.

Rhytidio rugosi–Laricetea sibiricae Korotkov et Ermakov 1999

Мезоксерофитные, крио-мезоксерофитные и ксерофитные светлохвойные гемибореальные леса ультраконтинентального климатического сектора Восточной, Южной Сибири и Монголии.

Диагностические виды: *Larix sibirica* (dom.), *Abietinella abietina*, *Aconitum barbatum*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Carex pediformis*, *C. kirilowii*, *Galium verum*, *Poa sibirica*, *Potentilla matsuokana*, *P. nivea*, *Pulsatilla patens*, *Rhytidium rugosum*, *Scorzonera radiata*, *Thalictrum foetidum*.

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА И КУСТАРНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tx. 1962

Производная кустарниковая растительность и естественные кустарниковые сообщества, окаймляющие массивы широколиственных лесов.

Диагностические виды: *Berberis vulgaris*, *Clematis vitalba*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Cotoneaster integerrima*, *Crataegus curvisepala*, *C. monogyna*, *C. ucrainica*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylostereum*, *Prunus avium*, *P. spinosa*, *Pyrus communis*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa caesia*, *R. canina*, *R. rubiginosa*, *R. spinosissima*, *Rubus caesius*, *Sambucus nigra*, *Swida sanguinea*, *Ulmus laevis*, *Viburnum lantana*, *V. opulus*.

Chelidonio-Robinietales Jurko ex Hadač et Sofron 1980

Спонтанно возобновляющиеся сообщества и искусственные посадки деревьев и кустарников с доминированием древесных неофитов.

Диагностические виды: *Acer negundo*, *Fallopia convolvulus*, *Humulus lupulus*, *Geum urbanum*, *Myrcia muralis*, *Robinia pseudoacacia*, *Rubus caesius*, *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*.

Prunetalia spinosae Tx. 1952

Вторичные древесно-кустарниковые сообщества, часто примыкающие к массивам широколиственных лесов, на теплых сухих и часто карбонатных почвах.

Диагностические виды те же, что у класса.

Quercu-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Широколиственные и хвойно-широколиственные мезофильные леса умеренной зоны западной Палеарктики.

Диагностические виды: *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Actaea spicata*, *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Allium ursinum*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Anemone nemorosa* s.l., *A. ranunculoides*, *Aristolochia pallida*, *Asarum europaeum*, *Atrichum undulatum*, *Botrychium virginianum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus benekenii*, *Campanula latifolia*, *C. persicifolia*, *C. rapunculoides*, *C. trachelium*, *Cardamine bulbifera*, *C. glanduligera*, *Carex alba*, *C. digitata*, *C. muricata*, *C. pilosa*, *C. sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Circaea lutetiana*, *Convallaria majalis*, *Cornus mas*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*, *Corylus avellana*, *Daphne mezereum*, *Dentaria bulbifera*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Fagus sylvatica* (subsp. *orientalis* et subsp. *sylvatica*), *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Fraxinus excelsior*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Lonicera xylosteum*, *Luzula sylvatica*, *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis*, *Moehringia trinervia*, *Myosotis sylvatica*, *Neottia nidus-avis*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Polystichum braunii*, *Potentilla alba*, *Prenanthes purpurea*, *Primula veris*, *Padus avium*, *Pulmonaria mollis*, *P. mollissima*, *P. officinalis*, *Pyrus communis*, *Quercus robur*, *Ranunculus auricomus*, *Sambucus nigra*, *Sanicula europaea*, *Scilla bifolia*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Pyretrum corymbosum*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Viburnum opulus*, *Vinca minor*, *Viola mirabilis*, *V. reichenbachiana*, *V. riviniana*, *Waldsteinia geoides*.

Quercetea pubescentis Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

Термофильные дубравы южной Европы.

Диагностические виды: *Acer tataricum*, *Anthericum ramosum*, *Astragalus glycyphyllos*, *Betonica officinalis*, *Campanula bononiensis*, *Carpinus orientalis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Clinopodium vulgare*, *Clematis recta*, *Cruciata glabra*, *Cornus mas*, *Cotinus coggygria*, *Epipactis helleborine*, *Galium mollugo*, *G. verum*, *Genista tinctoria*, *Geranium sanguineum*, *Hypericum perforatum* s.l., *Inula aspera*, *Laser trilobum*, *Laserpitium latifolium*, *Peucedanum oreoselinum*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *Potentilla alba*, *Pulmonaria angustifolia*, *P. mollis*, *Pyrethrum corymbosum*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Q. pubescens*, *Scutellaria altissima*, *Serratula tinctoria*, *Stachys recta*, *Vincetoxicum hirsutifolium*, *Viola hirta*, *V. montana*.

Quercetea roboris Br.-Bl. ex Oberd. 1957

Ацидофитные дубовые и дубово-сосновые леса Европы на бедных почвах.

Диагностические виды: *Quercus robur*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Orthilia secunda*.

Quercu mongolicae–Betuletea davuricae Ermakov et Petelin in Ermakov 1997

Континентальные лиственные ксеромезофильные травяные леса Дальнего Востока.

Диагностические виды: *Artemisia desertorum*, *A. gmelinii*, *Adenophora sublata*, *A. tricuspidata*, *A. coronopifolia*, *A. curvidens*, *A. pereskiiifolia*, *Artemisia integrifolia*, *A. keiskeana*, *A. stolonifera*, *Aster tataricus*, *Astragalus membranaceus*, *Atractylodes ovata*, *Betula davurica*, *Betula platyphylla*, *Calamagrostis brachytricha*, *Campanula cephalotes*, *Campanula punctata*, *Carex lanceolata*, *C. nanella*, *Corylus heterophylla*, *Dioscorea nipponica*, *Doellingeria scabra*, *Elymus confusus*, *Fragaria orientalis*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Geranium eriostemon*, *Hieracium umbellatum*, *Iris uniflora*, *Lespedeza bicolor*, *Lilium pensylvanicum*, *Lysimachia davurica*, *Patrinia scabiosifolia*, *Polygonatum odoratum*, *P. humile*, *Potentilla fragarioides*, *Pteridium aquilinum*, *Quercus mongolica*, *Q. dentata*, *Rosa davurica*, *Rubus crategifolius*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea elongata*, *Sedum aizoon*, *Seseli seseliodes*, *Spodiopogon sibiricus*, *Synurus deltoides*, *Vicia pseudorobus*, *Vicia unijuga*, *Viola dactyloides*.

Quercetea mongolicae Song ex Krestov et al. 2006

Умеренные и холодно-умеренные влажные широколиственные и хвойно-широколиственные леса материковой части Восточной Азии.

Диагностические виды: *Acer mono*, *Actinidia arguta*, *Athyrium yokonense*, *Carex siderostica*, *Carpinus cordata*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Kalopanax septemlobus*, *Micromeles alnifolia*, *Pyrola japonica*, *Smilacina hirta*.

ПЕТРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО ТИПА

Onosmo polyphyllae–Ptilostemonetea Korzhenevskii 1990

Петрофитные сообщества с преобладанием многолетних трав и полукустарничков (средиземноморская гаррига) Крыма и черноморского побережья Кавказа.

Диагностические виды: *Centaurea salonitana*, *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *herbaceum*, *Lactuca viminea*, *Melica ciliata*, *Ptilostemon echinocephalus*, *Teucrium polium*, *Pimpinella tragium*.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПУСТЫНЬ

Artemisietea lerchianae Golub 1994

Арало-каспийские пустыни.

Диагностические виды: *Alhagi pseudalhagi*, *Anabasis aphylla*, *Artemisia lerchiana*, *A. tschernieviana*, *Astragalus physodes*, *Bassia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum orientale*, *Euphorbia seguieriana*, *Ferula caspica*, *Peganum harmala*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Salsola dendroides*, *Stipagrostis karelinii*, *Trigonella arcuata*, *Zygophyllum fabago*.

АНТРОПОГЕННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Polygono arenastri–Poëtea annuae Rivas-Mart. 1975

Обогащенные терофитами антропогенные сообщества устойчивых к вытаптыванию и перевыпасу растений.

Диагностические виды: *Capsella bursa-pastoris*, *Chamomilla suaveolens*, *Coronopus didymus*, *C. squamatus*, *Herniaria glabra*, *Lepidium rudemale*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Polygonum aviculare*, *Sagina apetala*, *S. procumbens*, *Sclerochloa dura*, *Spergularia rubra*.

Stellarietea mediae Tx. et al. ex von Rochow 1951

Сорная растительность однолетников пропашных культур, садов и сообществ, представляющие начальные стадии восстановительных сукцессий после нарушений

Диагностические виды: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Anagallis arvensis*, *Anthemis ruthenica*, *Atriplex patula*, *A. tatarica*, *Avena fatua*, *Buglossoides arvensis*, *Cannabis ruderalis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *C. botrys*, *C. hybridum*, *C. murale*, *C. polyspermum*, *C. suecicum*, *Cirsium arvense*, *C. incanum*, *C. setosum*, *Consolida orientalis*, *C. regalis*, *Convolvulus arvensis*, *Conyza canadensis*, *Crepis tectorum*, *Datura stramonium*, *Descurainia sophia*, *Echinochloa crus-galli*, *Eragrostis minor*, *Erigeron canadensis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Euphorbia falcata*, *E. peplus*, *Fallopia convolvulus*, *Fumaria officinalis*, *F. schleicheri*, *Galeopsis bifida*, *Galinsoga parviflora*, *Galium aparine*, *G. tricornutum*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Lamium amplexicaule*, *L. purpureum*, *Lathyrus tuberosus*, *Lepidium densiflorum*, *L. graminifolium*, *L. ruderales*, *L. virginicum*, *Lolium remotum*, *Malva neglecta*, *M. pusilla*, *Matricaria chamomilla*, *Medicago lupulina*, *Mercurialis annua*, *Myagrum perfoliatum*, *Neslia paniculata*, *Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*, *P. lapathifolium*, *Portulaca oleracea*, *Rapistrum rugosum*, *Scleranthus annuus*, *Senecio vernalis*, *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Silene noctiflora*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium loeselii*, *S. officinale*, *S. orientale*, *S. volgense*, *Solanum nigrum*, *Sonchus arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*, *Spergularia purpurea*, *Stachys annua*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Trifolium campestre*, *Tripleurospermum inodorum*, *Urtica urens*, *Veronica opaca*, *Vicia sativa*, *V. villosa*, *Viola arvensis*.

Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951

Рудеральные сообщества высокорослых дву-, многолетних видов.

Диагностические виды: *Alliaria petiolata*, *Anchusa officinalis*, *Anthemis tinctoria*, *Anthriscus sylvestris*, *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, *Armoracia rusticana*, *Artemisia absinthium*, *A. scoparia*, *A. vulgaris*, *Atriplex nitens*, *A. prostrata*, *Axyris amaranthoides*, *Ballota ruderalis*, *Berteroa incana*, *Bromopsis inermis*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *C. crispus*, *Chelidonium majus*, *Cichorium intybus*, *Cirsium vulgare*, *Conium maculatum*, *Cynoglossum officinale*, *Daucus carota*, *Dracocephalum thymifolium*, *Echinops sphaerocephalus*, *Echium vulgare*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Glechoma hederacea*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Lappula squarrosa*, *Leonurus cardiaca*, *L. quinquelobatus*, *L. marrubiastrum*, *Linaria vulgaris*, *Malva sylvestris*, *Marrubium vulgare*, *Medicago lupulina*, *M. sativa*, *Melandrium album*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Nepeta sibirica*, *pannonica*, *Odontites vulgaris*, *Oenothera biennis*, *Picris hieracoides*, *Reseda lutea*, *Salvia verticillata*, *Saponaria officinalis*, *Tanacetum vulgare*, *Tussilago farfara*, *Verbascum densiflorum*, *V. speciosum*, *V. thapsus*.

Artemisietalia vulgaris Lohmeyer in Tx. 1947

Диагностические виды те же, что у класса.

Onopordetalia acanthii Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944

Субсерофильные рудеральные сообщества короткоживущих многолетних умеренной зоны Европы.

Диагностические виды: *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Descurainia sophia*, *Dracocephalum thymifolium*, *Festuca ovina*, *Hyoscyamus niger*, *Lappula squarrosa*, *Leonurus glaucescens*, *Marrubium peregrinum*, *Melilotus officinalis*, *Oberna behen*, *Onopordum acanthium*, *Reseda lutea*, *Rumex thyrsiflorus*, *Sisymbrium officinale*, *Xanthium spinosum*, *X. strumarium*.

Agropyretalia intermedio-repentis Oberd. et al. ex T. Müller et Görs 1969

Антропогенные субрудеральные и рудеральные сообщества Евразии, представляющие продвинутую стадию восстановительных сукцессий.

Диагностические виды: *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Falcaria vulgaris*, *Poa angustifolia*, а также диагностические виды классов *Festuco-Brometea* и *Molinio-Arrhenatheretea*.

Galio-Urticetea Passarge ex Kopecký 1969

Высокотравные естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных лесных местообитаний, опушек, пойм рек, ручьев, лесопарков и скверов Евразии.

Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata*, *Althaea officinalis*, *Anthriscus sylvestris*, *Aristolochia clematitis*, *Calystegia sepium*, *Carduus crispus*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Chelidonium majus*, *Cucubalus baccifer*, *Cuscuta europaea*, *Cynanchum acutum*, *Cynoglossum germanicum*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium hirsutum*, *E. parviflorum*, *Fallopia dumetorum*, *F. japonica*, *F. sachalinensis*, *Galium aparine*, *Geranium pyrenaicum*, *G. robertianum*, *Geum aleppicum*, *G. urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *Lamium album*, *L. maculatum*, *Parietaria officinalis*, *Rubus caesius*, *Rudbeckia laciniata*, *Sonchus palustris*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*, *Veronica sublobata*.

Epilobietea angustifolii Tx. et Preising ex von Rochow 1951

Пионерная высокотравная растительность на кислых почвах лесных окраин, вырубок и гарей Евразии.

Диагностические виды: *Arctium nemorosum*, *Calamagrostis epigeios*, *Epilobium angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Omalotheca sylvatica*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*.

Bidentetea Tx. et al. ex von Rochow 1951

Летне-сезонная пионерная растительность с преобладанием однолетних видов периодически затапливаемых берегов водоемов

Диагностические виды: *Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*, *Chenopodium chenopodioides*, *C. polyspermum*, *C. rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Lycopus europaeus*, *Mentha arvensis*, *Myosoton aquaticum*, *Persicaria lapathifolia*, *P. mitis*, *Polygonum hydropyrum*, *P. nodosum*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex maritimus*, *R. palustris*, *Tephrosia palustris*, *Xanthium albinum*.

Oryzetea sativae Miyawaki 1960

Сорная растительность рисовых полей.

Диагностические виды: *Alisma plantago-aquatica*, *Cyperus difformis*, *C. serotinus*, *Echinochloa crus-galli*, *E. oryzoides*, *Oryza sativa*.

Puccinellio-Hordeetea jubati Mirkin in Gogoleva et al. 1987

Рудеральные сообщества солонцеватых почв Восточной Сибири.

Диагностические виды: *Hordeum jubatum*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla norvegica*, *P. anserina*, *Puccinellia hauptiana*.

Matricario-Poëtea arcticae Ishbirdin 2002

Антропогенные и эрозионнофильные сообщества Арктики и Гипоарктики.

Диагностические виды: *Alopecurus alpinus*, *Calamagrostis holmii*, *Carex aquatilis*, *Deschampsia caespitosa* s.l., *Eryophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*, *Matricaria hookeri*, *Poa arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Polygonum viviparum*.

АЗОНАЛЬНЫЕ ПОЙМЕННЫЕ И ЗАБОЛОЧЕННЫЕ ЛЕСА И СООБЩЕСТВА КУСТАРНИКОВ

Salicetea purpureae Moor 1958

Пойменные прирусловые ивово-тополевые леса и кустарниковые сообщества Западной Евразии.

Диагностические виды: *Calystegia sepium*, *Humulus lupulus*, *Mentha arvensis*, *Phalaroides arundinacea*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Rubus caesius*, *Salix alba*, *S. fragilis*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Stachys palustris*, *Symphythum officinale*, *Veronica longifolia*, *Urtica dioica*.

Populetea laurifolio-suaveolentis Hilbig 2000

Пойменные тополевые леса степной зоны южной Сибири и Центральной Азии.

Диагностические виды: *Artemisia mongolica*, *Elymus sibiricus*, *Lactuca sibirica*, *Populus laurifolia*, *P. suaveolens*, *Vicia cracca*.

Salicetea schewerinii Achtyamov 2001

Прирусловые ивовые, чозениевые и тополевые леса Дальнего Востока.

Диагностические виды: *Anemonidium dichotomum*, *Artemisia selengensis*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Equisetum arvense*, *Fimbripetalum radians*, *Galium davuricum*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus lucidus*, *Mentha dahurica*, *Pilea mongolica*, *Rorippa palustris*, *Salix miyabeana*, *S. nipponica*, *S. pierotii*, *S. rorida*, *S. schwerinii*, *S. udensis*, *Scutellaria krasevii*, *Spiraea salicifolia*, *Stachys aspera*, *Swida alba*.

10.5. Основные положения главы 10

Классификация растительности – центральный раздел фитоценологии. На развитие принципов классификации оказала влияние «экология экологов». Северная традиция классификации по доминантам формировалась в Скандинавии, России и США при изучении бореальных лесов; южная, флористическая, – во Франции при изучении травяно-кустарниковых сообществ Средиземноморья. В истории развития классификации сменялись три методологических подхода: дедуктивный, индуктивно-дедуктивный и дедуктивно-индуктивный. Эти неальтернативные подходы используются до сих пор: дедуктивный – при районировании растительности, индуктивно-дедуктивный – при физиономических классификациях, дедуктивно-индуктивный – при флористической классификации.

Классификации на организменном уровне (таксономия) и уровне сообществ (синтаксономия) принципиально различаются. Основными критериями таксономии являются морфологические признаки, а целью классификации – создание системы, отражающей историю развития растительного мира. В таксономии можно установить четко различимые и генетически изолированные биологические виды-эталоны, в масштабе которых континуальные совокупности (микровиды-жорданоны, гибридизирующие «полувиды» – сингамеоны и т.д.) разбиваются на таксономические виды.

Синтаксономия отражает экологическую и сукцессионную дифференциации континуума растительности, никаких типов-эталонов в этом

случае нет, и потому объем синтаксонов разных рангов устанавливается условно на основе коллективного опыта.

Физиономические классификации в настоящее время используются для установления крупных единиц биогеографического (экосистемного) районирования планеты – биомов, хотя для предварительной ориентации в растительности можно выделять доминантные типы меньшего объема.

При флористической классификации Браун-Бланке единицы всех уровней выделяются в первую очередь на основе флористического состава, индицирующего изменения условий среды и сукцессионный статус сообществ. В составе группы диагностических видов, на основе которых различаются синтаксоны, могут выделяться или не выделяться характерные и дифференцирующие виды. При классификации сообществ с невысоким видовым богатством в качестве дополнительных критериев используются физиономические, экотопические и географические признаки.

Подход Браун-Бланке обладает рядом неоспоримых достоинств, которые сделали его для современной НОР «синтаксономическим эсперанто». Эти достоинства – развитая редукционистская методология, позволяющая сводить континуум к иерархической системе дискретных единиц; высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус сообществ (а соответственно, и их продуктивность и биологическое разнообразие); гибкость критериев классификации и возможность дополнять флористические критерии экологическими, физиономическими и географическими признаками; открытость и пластичность системы, пополняемой новыми синтаксонами при появлении новых данных; развитая система номенклатуры, регламентируемой «Международным кодексом фитоценологической номенклатуры»; строгая форма документирования результатов классификации фитоценологическими таблицами.

Подход Браун-Бланке, вначале отражавший «единицы в растительности», в настоящее время впитал методологию континуума. В результате появились такие принципы, как признание невозможности построения естественной классификации; допущение разного уровня классифицируемости растительности, организованной в соответствии с разными моделями; принцип множественности синтаксономических решений, дедуктивный метод классификации; широкое внедрение компьютерных методов, ускоряющих процесс обработки геоботанических описаний и позволяющих классифицировать описания растительности «серых зон», которые выбраковывались при обработке геоботанических данных классическим методом фитоценологических таблиц.

В настоящее время метод Браун-Бланке стал основой систематизации геоботанических данных фитоценологами России, Украины и стран Балтии. Резко усилилось международное сотрудничество российских синтаксономистов и их участие в выполнении международных проектов («Обзор растительности Европы»).

Глава 11

ОБОБЩЕНИЕ: ПАРАДИГМЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ОБЗОР ОСНОВНЫХ КОНТИНУУМОВ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Как уже отмечалось, фитоценотический уровень изучения растительности – центральный для НОР, и именно в недрах фитоценологии рождались популяционные подходы и различные варианты биологических и экологических классификаций видового уровня. Как будет показано, фитоценозы и их типы как «кирпичики» лежат в основе большинства подходов к растительности на инфраценотическом уровне.

11.1. Парадигмы фитоценологии

Понятие «парадигма», несмотря на древнее происхождение (его использовал еще Аристотель), пришло в современную науку из талантливой книги Т. Куна [1975] о структуре научных революций. Кун считает, что развитая наука всегда опирается на систему представлений, которая называется парадигмой. В рамках парадигмы происходит развитие науки, но со временем парадигма стареет, так как уже не может объяснить описываемые закономерности явлений природы или общества. Тогда происходит научно-техническая революция и смена парадигм.

Представления о дискретных сообществах (единицах в растительности) и взгляд на растительность как на континуум – типичные научные парадигмы, хотя процесс их смены затянулся и продолжался на протяжении всего XX столетия. Сегодня парадигму континуума разделяет уже большинство исследователей.

В табл. 22 приведены результаты сравнения парадигм органицизма (дискретное понимание растительного сообщества явно или не явно исходит из аналогии с организмами) и континуализма.

11.2. Основные континуумы фитоценотического уровня и их редукция

Все рассмотренные до сих пор признаки фитоценозов: границы в пространстве, модели организации, видовое богатство, мероценозы (ярусы и микрогруппировки), синморфология, типы циклической динамики, различные формы векторизованных изменений (сукцессии и эволюция) – результат проявления прагматического подхода и редукции континуума до дискретности. Удобнее иметь дело с ограниченным числом фитоценозов, синтаксонов, моделей организации сообществ

Сравнение основных элементов парадигм органицизма и континуализма в фитоценологии

Вопрос	Парадигма	
	Органицизм	Континуализм
Понимание фитоценоза	Реальные, исторически обусловленные целостные совокупности популяций, связанные в первую очередь взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по экологическим нишам популяций, объединенных условиями среды. Вклад взаимоотношений в разных типах растительности различен
Категории для оценки разнокачественности популяций внутри сообщества	Фитоценоотипы – типы популяций по характеру взаимоотношений	Типы эколого-фитоценологических стратегий – типы популяций по реакции на биотические и абиотические условия
Представления о синморфологии	Мероценозы (ярусы, микрогруппировки) различаются четко	Мероценозы могут различаться четко и нечетко, но чаще в сообществах господствует вертикальный и горизонтальный континуумы
Представления о синдинамике	В ходе изменения сообществ как целостных единств повышается уровень коадаптации популяций. Процессы жестко детерминированы и завершаются ограниченным числом устойчивых сообществ-климаксов	В ходе изменения сообществ популяции меняются более или менее независимо, процессы носят характер стохастических, сопровождаются дифференциацией экологических ниш и завершаются климакс-континуумом
Отношение к проблеме классификации растительности	Можно построить естественную иерархическую систему на основе сходства эдификаторов как видов, определяющих внутренние сущности сообществ	Естественная иерархическая классификация невозможна из-за многомерности континуума растительности; любая классификация – приближение к естественной; предпочтительнее классификации, основанные на критериях, отражающих экологическое сходство сообществ

или типов сукцессий, чем с описанием непрерывных изменений этих признаков. Поэтому сведем рассмотренные явления в общую таблицу континуумов, включая внутрифитоценотические (мероценотические) континуумы изменения вертикальной и горизонтальной структуры сообществ (табл. 23). Такая таблица позволит не только собрать воедино все параметры изменения растительности этого уровня, но и напомнить о тех континуумах и способах их редукции, которые уже известны из этой части книги.

Таблица 23

Континуумы фитоценотического уровня

Тип континуума		Характеристика	Направление редукции
<i>Собственно фитоценотический уровень</i>			
Топографический		Непрерывные изменения растительности в пространстве	Фитоценозы
Временной	сукцессионный	Непрерывные изменения видового состава видов в ходе сукцессии	Фазы сукцессии
	фенологический	Непрерывное сезонное изменение видового состава и структуры сообщества	Аспекты
	флюктуационный	Индивидуальный характер флюктуационных состояний сообщества	Типы флюктуационных состояний
Видовое богатство		Ряд от мало- до многовидовых сообществ	Типы сообществ по видовому богатству
Интенсивность фитоценотических отношений		Ряд сообществ по уровню организации от аутоэкологического (пустыня) до синэкологического (тайга)	Типы (модели) фитоценотической организации
Время жизни		Изменение времени жизни сообществ от нескольких недель (рудеральные сообщества однолетников) до столетий (климаксовые леса)	Типы сообществ по стабильности
Устойчивость к нарушениям		Ряд сообществ от устойчивых до неустойчивых, отдельно по отношению к разным экзогенным факторам (рекреация, выпас, пожары и т.д.)	Типы сообществ по устойчивости к нарушениям
Градиентный		Изменения растительности вдоль комплексных градиентов среды	Фитоценоны
Синтаксономический		Изменения растительности в синтаксономическом пространстве (наличие переходных «интерпретируемых» сообществ)	Синтаксоны
Синфлористический		Индивидуальный характер ценофлор синтаксонов разного уровня	Типы ценофлор
Синхорологический		Индивидуальный характер распределения синтаксонов в пространстве	Типы ареалов синтаксонов

Таблица 23 (Окончание)

Тип континуума	Характеристика	Направление редукции
Иерархический	Отсутствие качественных различий между диагностическими характеристиками синтаксонов разного уровня	Синтаксономическая иерархия
Субфитоценотический (мероценотический) уровень		
Горизонтальный	Изменение горизонтальной структуры сообщества под влиянием случайных и фитоценотических эффектов	Микрогруппировки
Вертикальный	Характер распределения надземной и подземной фитомассы по вертикали	Ярусы (при преобладании дискретности) и фитоценогоризонты (при преобладании непрерывности)

Часть 3

**ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИЙ
УРОВЕНЬ**

Эта часть включает обзор основных подходов к изучению пространственных единиц растительности (фитохорий) инфраценотического (надфитоценотического) уровня, которые разделены на три группы: изучение флор (списков таксонов), пространственных (топографических) континуумов и территориальных единиц растительности. Кроме того, в этой части будут рассмотрены два варианта оценки биологического разнообразия инфраценотического уровня: гамма-разнообразие – разнообразия видов определенной фитохории с масштабом большим, чем фитоценоз, и бета-разнообразие – экологического разнообразия растительности

Глава 12

ФЛОРЫ

Можно говорить о трех подходах во флористике:

изучение региональных флор, то есть выявление списка видов территорий, границы которых достаточно произвольны; обычно это границы административной единицы;

изучение конкретных флор, то есть флор экологически однородных территорий;

оценка гамма-разнообразия, то есть выявление зависимости числа видов во флоре от величины обследованной территории и природных условий (климата и рельефа).

12.1. Региональные флоры

Выявление полного списка видов для территории области, республики или всей страны – это наиболее традиционный вид флористических исследований, важнейшая задача, которая позволяет осуществлять один из вариантов биомониторинга – наблюдение за состоянием биологического разнообразия растений региона. В результате такого исследования составляется полный список видов растений с оценкой их распространения, причем те виды, которым угрожает уничтожение, заносятся в «Красную книгу». При периодических повторных обследованиях выявляется тенденция изменения флоры под влиянием человека, в первую очередь *адвентивизация*, то есть увеличение доли заносных видов. В условиях нарушения естественной растительности эти виды могут получать преимущества перед аборигенами. Такое изменение видового состава флоры региона, называемое *синантропизацией флоры*, представляет собой одним из вариантов *антропогенной эволюции растительности* (см. раздел 9.6.2).

Изучение флор регионов сегодня преобладает во флористике, причем главный защитник этого традиционного подхода В.Н. Тихомиров отмечал, что полное выявление флоры – это само по себе уже важное достижение науки.

12.2. Конкретные флоры

В начале 1930-х годов, благодаря А.И. Толмачеву [1974, 1986], появилось экологическое направление флористики – разнообразие и состав флоры стали анализировать как отражение экологических условий. Основной объект экологической флористики – *конкретную флору* – Толмачев определил так: «<...> совокупности видов, представляющие



Александр Иннокентьевич
Толмачев (1903–1979)

конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес сводным (региональным. – *Б.М. и Л.Н.*) флорам, как конкретные или элементарные флоры» [Толмачев, 1986, с. 8].

Таким образом, **конкретная флора** – это совокупность видов экологически однородного физико-географического района (один тип климата, один тип геоморфологического строения поверхности, один тип преобладающей растительности).

Выделение конкретных флор позволило сравнивать флоры различных районов и выявлять влияние на их характеристики экологических условий (климата, рельефа), истории, режима современного использования ее человеком.

Толмачев считал, что территория, соответствующая конкретной флоре, может меняться от 100 км² в Арктике до 1000 км² в тропиках. Б.А. Юрцев [1987] предложил понятия «*флористическое зондирование*» территории (выявление ее флоры) и «*проба флоры*» (такая полнота ее учета и охвата территории, когда выявлено большинство видов).

Кроме метода конкретных флор, в экологической флористике (особенно в Германии и других странах с ограниченной территорией и более высоким уровнем изученности флоры) используют картирование на сетчатой основе: вся территория делится на квадраты одинакового размера и для каждого квадрата составляется полный список флоры и соответственно оценивается ее общее видовое богатство. Объединенные вместе квадраты со сходными значениями числа видов и расположенные в условиях одних и тех же ландшафтов будут аналогом конкретной флоры.

12.3. Анализ состава флор

Любая флора (региональная или конкретная) состоит из видов, которые различаются по значительному числу параметров (систематической принадлежности, жизненной форме, географической характеристике, биологическим особенностям и т.п.). Поэтому качественный анализ состава флоры (составление различных спектров) – один из обязательных разделов любого флористического исследования, который позволяет понять историю и современное состояние флоры.

Для анализа флор составляются следующие спектры.

Систематический состав. Чаще всего анализируется распределение видов по семействам, причем особое внимание А.И. Толмачев предла-

гал уделять первым 10 ведущим семействам, представленность которых уже отражает и комплекс почвенно-климатических факторов, и историю, и современное состояние флоры, испытывающей влияние человека (как пример, см. табл. 24).

Широко используются и такие показатели, как среднее число видов в роде, среднее число родов в семействе, среднее число видов в семействе, которые могут получить эволюционную интерпретацию (чем больше родов в семействах, тем они древнее; чем больше видов в родах, тем, напротив, они отражают более поздние этапы эволюции).

Таблица 24

Число видов и родов в 10 наиболее крупных семействах флоры Липецкой области [Флора..., 1996]

Семейство	Число видов	Число родов
Compositae	200	59
Graminea	134	54
Rosaceae	86	24
Crucifera	80	38
Cyperaceae	71	9
Leguminosae	63	19
Caryophyllaceae	61	23
Labiatae	52	23
Scrophulariaceae	52	13
Umbelliferae	42	35

Жизненные формы. Отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировалась флора, и преобладающие типы сообществ. Разумеется, информативность такого спектра будет зависеть от того, насколько избранная система жизненных форм «работает» в данной флоре (см. гл. 1). Спектры жизненных форм наиболее информативны при сравнении флор крупных территорий. В табл. 25 показаны спектры жизненных форм по Раункиеру для основных биомов земного шара.

Таблица 25

Сравнение спектров жизненных форм ценофлор некоторых биомов, % от общего числа изученных видов [Уиттекер, 1980]

Биом	Фанеро-фиты	Хаме-фиты	Гемикриптофиты	Гео-фиты	Теро-фиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Типы ареалов и географические элементы (широтные и долготные, см. раздел 3.2). Эти характеристики могут дать дополнительную информацию об экологии и истории флоры. В табл. 26 приведен пример географического анализа флоры Окско-Клязьминского междуречья.

Таблица 26

Спектр географических групп флоры
Окско-Клязьминского междуречья [Определитель..., 1987]

Долготные группы и подгруппы	Широтная группа				Общее число видов
	бореальная	неморальная	лесостепная	плюризональная	
Плюрирегиональная	—	—	—	26	26
Голарктическая	125	4	9	82	220
Евразийская	95	9	52	68	224
Евросибирская:	101	15	55	24	195
восточноевропейско-сибирская	78	7	19	10	114
европейско-западносибирская	23	8	24	14	69
восточноевропейско-западносибирская	—	—	12	—	12
Евросибирско-древнесредиземноморская	4	6	23	7	40
Европейская:	123	63	60	27	273
паневропейская	93	37	27	20	177
среднеевропейская	13	20	4	5	42
восточноевропейская	17	6	29	2	54
Европейско-древнесредиземноморская	3	6	15	7	31
Европейско-североамериканская	6	—	—	2	8
Общее число видов	457	103	214	243	1017

Синантропизированность флоры. Процесс пополнения флоры адвентивными растениями представляет собой один из наиболее современных и информативных вариантов биомониторинга за состоянием окружающей среды, так как доля заносных растений в большинстве современных флор колеблется от 11 до 30%, и степень синантропизации флоры напрямую связана с интенсивностью трансформации растительности человеком [Туганаев, Пузырев, 1988].

Этот вариант анализа включает составление спектров по долевым участию разных групп синантропных видов (археофитов, неофитов, эргазофитов, эфемерофитов и т.д.; см. раздел 3.3). Пример такого анализа приведен в табл. 27.

Таблица 27

Структура адвентивного компонента во флоре Липецкой области
(абсолютное число видов / %) [Флора..., 1996]

Группы видов по происхождению и времени заноса		Группы видов по степени натурализации				
		Эфемерофиты	Колонофиты	Эпектофиты	Агриофиты	Всего
Ксенофиты	Археофиты	5 / 1,6	2 / 0,7	28 / 9,2	2 / 0,7	37 / 12,1
	Кенофиты	78 / 25,5	12 / 3,9	62 / 20,3	9 / 2,9	161 / 52,6
	<i>Всего</i>	83 / 27,1	14 / 4,6	90 / 29,4	11 / 3,6	198 / 64,7
Ксено-эргазифиты	Археофиты	–	–	1 / 0,3	1 / 0,3	2 / 0,7
	Кенофиты	3 / 1,0	4 / 1,3	2 / 0,7	5 / 1,6	14 / 4,2
	<i>Всего</i>	3 / 1,0	4 / 1,3	3 / 1,0	6 / 2,0	16 / 5,2
Эргазифиты	Археофиты	5 / 1,6	–	–	–	5 / 1,6
	Кенофиты	23 / 7,5	29 / 9,5	29 / 9,5	6 / 2,0	87 / 28,4
	<i>Всего</i>	28 / 9,2	29 / 9,5	29 / 9,5	6 / 2,0	92 / 30,1
<i>Итого</i>		114 / 37,3	47 / 15,4	122 / 39,9	23 / 7,6	306 / 100

Фитосоциологический состав. Этот вариант флористических спектров используется пока сравнительно редко, но наиболее перспективен для сравнения флор (в особенности конкретных) и позволяет оценить современную экологическую структуру флоры и степень ее адвентивизации.

При сопоставлении долевого участия видов разных порядков или классов можно получить наиболее интегрированную информацию о географии, экологии и антропогенном нарушении изученной флоры. При таком анализе к видам порядка относят и виды входящих в его состав союзов и ассоциаций. Если, например, в составе флоры будут преобладать виды классов *Vaccinio-Piceetea*, *Quercu-Fagetea* или *Festuco-Brometea*, то это будет говорить о зональной приуроченности флоры соответственно к таежной зоне, зоне широколиственных лесов и степной зоне, а участие видов синантропных классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Artemisietea vulgaris*, *Polygono arenastri-Poëtea annuae*, *Stellarietea mediae* – о степени нарушения флоры человеком при хозяйственном использовании района. Аналогичными индикаторами будут виды синтаксонов сообществ макрофитов или прибрежий (классы *Charetea*, *Potametea*, *Lemnetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, и т.д.), засоленных местообитаний (*Asteretea tripolium*) и т.д.

Подобно тому, как при анализе таксономического спектра ранжируются семейства по числу видов и особое предпочтение отдается 10 ведущим семействам, ранжируются классы системы Браун-Бланке по представленности их видов во флоре и выделяются 10 ведущих классов, которые и сформируют ценотическое ядро флоры.

В табл. 28 показаны фитосоциологические спектры двух городских флор – Уфы и Бирска. Города различаются по площади (соответственно 500 и 50 км²), но имеют один возраст (примерно 400 лет) и общее географическое положение – лесостепь, поэтому отличия их флор не существенны, и площадь 50 км² вполне достаточно для оценки этого показателя.

Таблица 28

Фитосоциологический спектр двух городских флор
[Рябова, Ишбирдина, 1996]

Класс	г. Уфа	г. Бирск
Querc-Fagetea	17,7	15,2
Molinio-Arrhenatheretea	16,8	21,9
Stellarietea mediae	16,2	14,5
Phragmiti-Magnocaricetea	8,8	9,5
Trifolio-Geranietea sanguinei	7,6	6,3
Festuco-Brometea	7,1	3,6
Artemisietea vulgaris	6,4	8,6
Salicetea purpurea	3,0	3,2
Potametea	3,0	2,5
Polygono arenastri-Poëtea annuae	2,8	3,6
Galio-Urticetea	2,1	2,3
Bidentetea tripartiti	1,9	2,7
Alnetea glutinosae	1,6	0,9
Agropyretea repentis	1,3	1,4
Isoeto-Nanojuncetea	1,0	0,7
Виды прочих классов	2,7	3,1
Всего видов	100	100

12.4. Изучение гамма-разнообразия

Исследование изменения видового богатства флор в связи с различными факторами их формирования: благоприятностью и разнообразием условий среды, историей, современным влиянием человека – одна из центральных задач флористики.

Гамма-разнообразие – это общее разнообразие видов в ландшафте. Методическим аспектам его посвящены исследования Л.И. Малышева [1975; Malyshev, 1991, 1993] и В.И. Шмидта [1976, 1987], которые опирались на работы О. Аррениуса [Arrenius, 1921] (цит. по [Малышев, 1975]) и Г. Глизона [Gleason, 1922] (цит. по [Трасс, 1976]), предложивших формулы выявления зависимости площади учетов и числа видов.

Не приводя самих формул, отметим, что в них в качестве вкладчиков в формирование гамма-разнообразия заложены **альфа-разнообразие** (т.е. среднее богатство сообществ видами, отражающее, прежде всего климат) и **бета-разнообразие** (т.е. гетерогенность территории). Гетерогенность территории, и в первую очередь ее рельеф, благодаря числу и протяженности основных градиентов пространства факторов среды определяют разнообразие растительных сообществ.

На рис. 18 представлено пять оценок гамма-разнообразия в ландшафтах, расположенных в условиях разного климата (от тундры до южной тайги), при постоянной площади флористического учета (около 100 км² [Malyshev, 1993]). Можно видеть, что при переходе от тундры к более южным районам (увеличение числа безморозных дней и средней температуры июля) число видов возросло более чем в два раза.

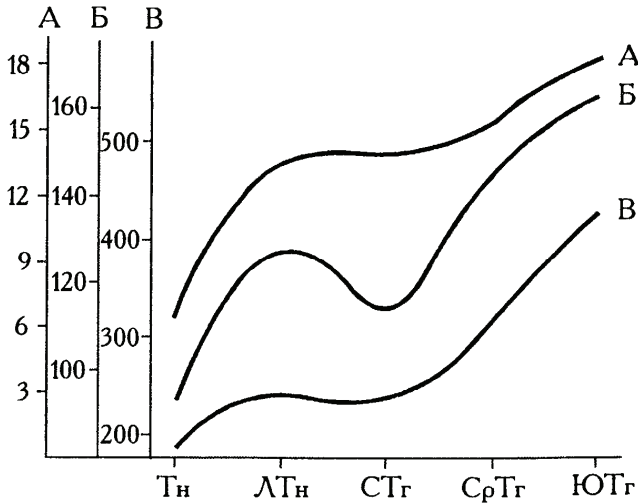


Рис. 18. Изменение гамма-разнообразия (числа видов в конкретной флоре) и некоторых климатических показателей на градиенте север–юг Средне-Сибирского плато (108° в.д.; по [Malyshev, 1993]): А – средняя температура июля, в градусах, Б – число дней с температурой выше 0°, В – число видов, Тн – тундра, ЛТн – лесотундра, СТг – северная тайга, СрТг – средняя тайга, ЮТг – южная тайга

12.5. Основные положения главы 12

Изучение флор как основных пулов видов, которые формируют растительность, – традиционная и актуальная задача НОР. Можно изучать региональные флоры в пределах административно ограниченной территории или конкретные флоры, включающие виды одного природного района. В обоих случаях важно не только полностью выявить списки видов, но и проанализировать качественный состав флоры: спектры систематического состава, жизненных форм, типов ареалов географических элементов, фитосоциологического состава. Оценивается также структура синантропного компонента флоры.

Изучение гамма-разнообразия позволяет выявить зависимость общего числа видов географического ландшафта от климата и сложности форм рельефа.

Глава 13

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Изучение растительности на инфраценотическом уровне позволяет выявить закономерности распределения видов и сообществ в ландшафтах и более крупных географических регионах. В рамках инфраценотического уровня возможно выделение нескольких «подуровней», позволяющих анализировать закономерности растительности в разном масштабе.

13.1. Шкалирование растительности

Шкалирование – это выявление закономерностей пространственного изменения растительности в разном масштабе.

В.В. Мазинг [1988] предложил различать три инфраценотических уровня фитохорий: *ландшафтный*, *региональный*, *планетарный*. Фитохории разного уровня организуются различными факторами, потому выбор методов должен быть нацелен на выявление факторов, которые вызывают дифференциацию растительности. В табл. 29 показаны территориальные масштабы установления фитохорий растительного покрова и вклад различных факторов в организацию этих фитохорий.

Совершенно очевидно, что на уровне выше фитоценоза роль взаимных отношений растений резко падает, хотя и не исключается. Составляющими этих единств являются виды и их сочетания: флоры, которые формируются в условиях фитоценотического окружения, и растительные сообщества, в той или иной мере организованные конкуренцией и другими формами отношений между растениями. Однако основную роль в организации этих единств играют внешние факторы – климат и рельеф.

13.2. Построение топоклинов

Топографический континуум (постепенность изменения видового состава растительности в пространстве) – краеугольное понятие континуализма (раздел 7.1). Однако ординационных исследований пространственных закономерностей растительности выполнено меньше, чем исследований связи растительности с комплексными градиентами среды.

Результаты ординационного анализа топографических континуумов носят название **топоклинов**. Различают *высотные топоклины*, описывающие изменение растительности в связи с высотой над уровнем моря, и *широтные топоклины*, показывающие аналогичные изменения вдоль градиентов ориентации север-юг.

Таблица 29

Ведущие факторы организации растительности
при различных масштабах (по [Мазинг, 1988])

Фактор	Масштаб (км ²)			
	плане- тарный (10 ⁶ –10 ⁸)	регио- нальный (10 ² –10 ⁵)	ланд- шафтный (1–10 ²)	ценоти- ческий (1)
Солнечная радиация, суммы температур				
Сезонные факторы (времена года)				
Формы рельефа				
Высотная поясность				
Континентальность климата				
Антропогенное влияние				
Поемность, эрозия				
Свойства почвы (гранулометрический состав, плодородие)				
Свет				
Межвидовые взаимоотношения				

Высотные топоклины. Ординационный анализ топографических континуумов уходит своими корнями в «метод секущихся трансект» Р. Уиттекера [1980]. Метод состоял в разбиении пространства местообитаний горных систем на классы по высоте над уровнем моря и по градиенту «топографического увлажнения» – от прогреваемых южных склонов до темных ущелий.

Как интуитивно-статистический метод опирался на массовые наблюдения в природе, но не включал каких-либо специальных статистических тестов для оценки силы влияния фактора ординации и, соответственно, выявления отличий распределений видов от случайного.

Однако, поскольку градиенты были удлиненными (2500 м по высоте над уровнем моря с грациями 400 м), а из-за жаркого климата (зональной территорией в горах Санта-Каталина, где Уиттекер апробировал свой подход, была пустыня) экспозиционные различия оказались весьма значительными, выявленные закономерности были бесспорными. Индивидуальность экологии видов в этом обширном экологическом пространстве проявилась достаточно наглядно (рис. 19).

Высотные топоклины на статистической основе были построены авторами в Монголии. На рис. 20 показана интенсивная смена видового

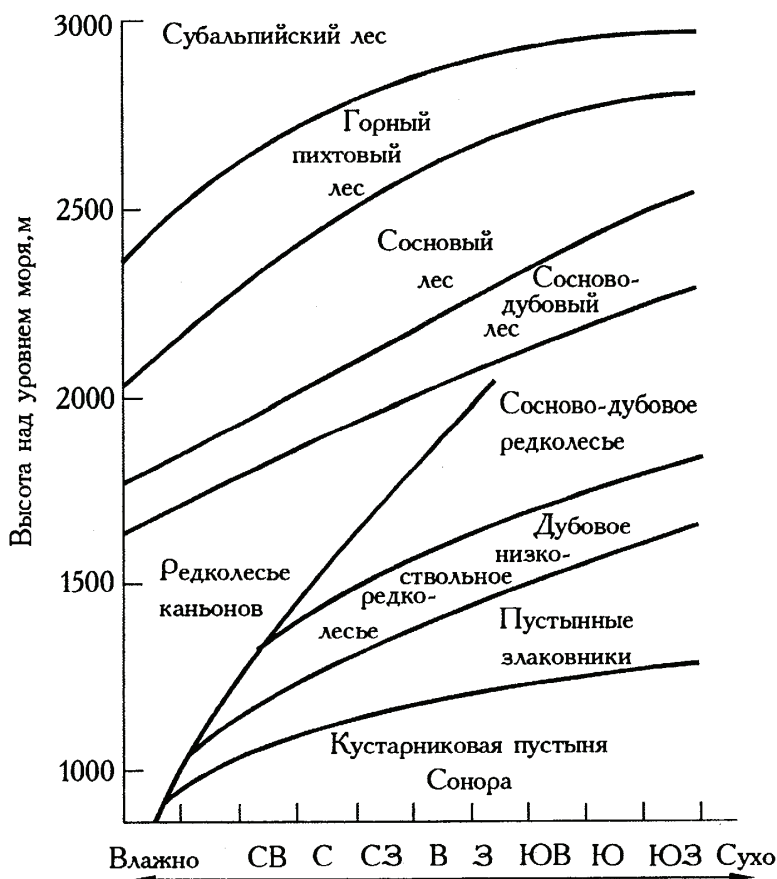


Рис. 19. Результаты ординации растительности методом секущихся трансект для гор Санта-Каталина [Уиттекер, 1980]

состава от луговых сообществ через луговые степи к сухим степям при снижении высоты над уровнем моря и различия распределений этих видов по склонам разной экспозиции; на южных склонах экологически (климатически) равноценные местообитания для видов, локализованных в верхней части градиента, оказываются на 100–200 м выше, чем на северных.

Широтные топоклины. В Центральной Монголии был заложен широтный профиль (протяженностью 335 км) от предгорий Хэнтэя до пустынь. На рис. 21 показана схема широтных изменений состава растительности на профиле с нанесением на ось ординации градаций зонального подразделения растительности, которое принято в Монголии. На рисунке показано распределение 40 основных видов. Нетрудно видеть, сколь условны выделяемые зональные подразделения и постепенны «переливания» одного варианта ксеротермной растительности в другой.

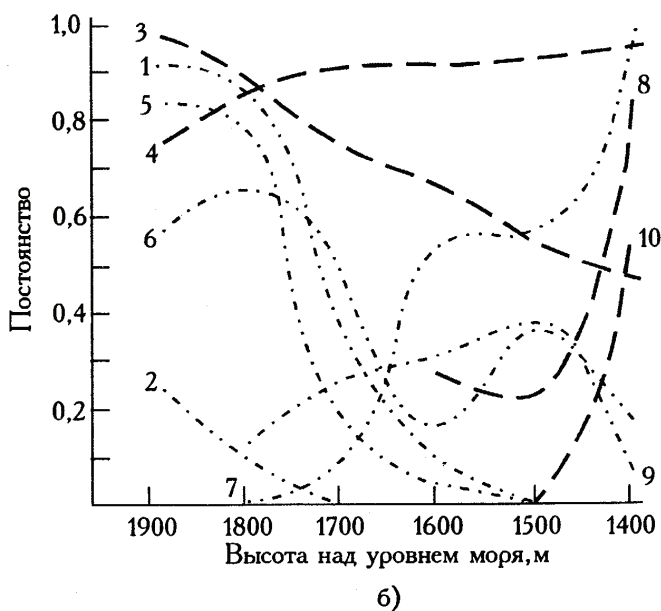
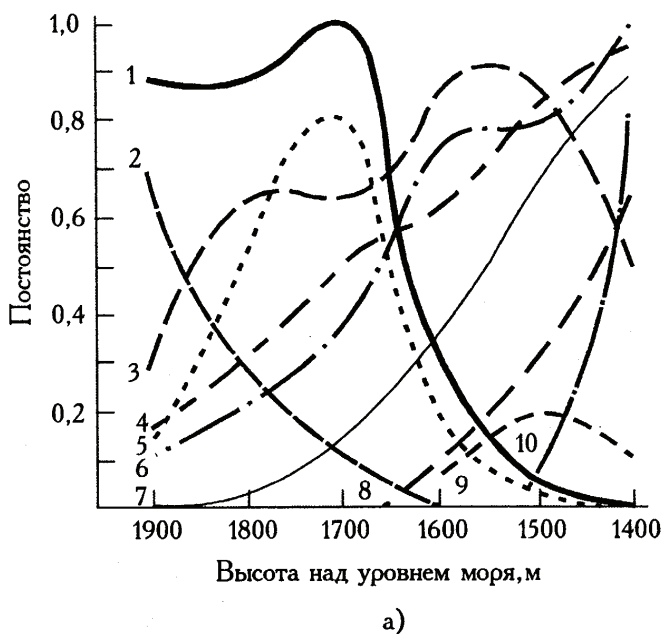


Рис. 20. Фрагменты высотных топоклинов растительности степей Северо-Восточного Хангая (Монголия), склон северной (а) и южной (б) экспозиции: 1 – *Sanguisorba officinalis*; 2 – *Anemone crinita*; 3 – *Galium verum*; 4 – *Poa attenuata*; 5 – *Dasiphora fruticosa*; 6 – *Helictotrichon schellianum*; 7 – *Koeleria cristata*; 8 – *Stipa krylovii*; 9 – *Cleistogenes squarrosa*; 10 – *Caragana microphylla*

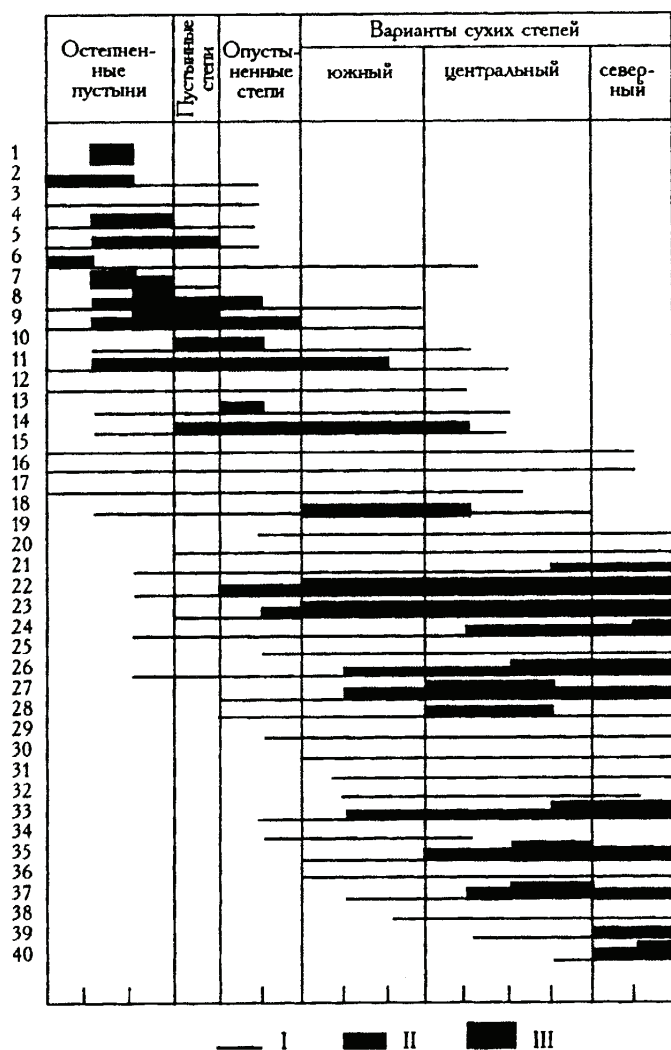


Рис. 21. Широтный топоклин диапазона пустыня – степь в Центральной Монголии: 1 – *Brachanthemum gobicum*; 2 – *Salsola passerine*; 3 – *Zygophyllum xanthoxylon*; 4 – *Z. rosovii*; 5 – *Anabasis brevifolia*; 6 – *Reaumuria soongorica*; 7 – *Potaninia mongolica*; 8 – *Cleistogenes songorica*; 9 – *Stipa gobica*; 10 – *Iris bungei*; 11 – *Allium mongolicum*; 12 – *Bassia dasyphylla*; 13 – *Lagochilus ilicifolius*; 14 – *Allium polyrrhizum*; 15 – *Ptilotrichum canescens*; 16 – *Krascheninnikovia ceratoides*; 17 – *Peganum nigellastrum*; 18 – *Convolvulus ammanii*; 19 – *Achnatherum splendens*; 20 – *Haplophyllum dauricum*; 21 – *Caragana leucophloea*; 22 – *Cleistogenes squarrosa*; 23 – *Stipa krylovii*; 24 – *Artemisia frigida*; 25 – *Dontostemon integrifolius*; 26 – *Heteropappus hispidus*; 27 – *Carex duriuscula*; 28 – *Caragana pygmaea*; 29 – *Chamaerhodos erecta*; 30 – *Serratula centauroides*; 31 – *Sibbaldianthe adpressa*; 32 – *Potentilla bifurca*; 33 – *Agropyron cristatum*; 34 – *Artemisia sieversiana*; 35 – *Elymus chinensis*; 36 – *Bupleurum bicaule*; 37 – *Koeleria cristata*; 38 – *Cymbaria dahurica*; 39 – *Poa attenuata*; 40 – *Caragana microphylla*. Постоянство видов: I – 5–49%; II – 50–79%; III – 80–100%. Каждое деление оси топоклина соответствует 25 км

Таким образом, статистический анализ топоклинов позволяет достаточно полно и объективно описать как высотно-поясные, так и широтно-зональные изменения растительности как континуума. Такие клинальные схемы изменения растительности несложно редуцировать на высотные пояса, широтные зоны и полосы разных порядков.

13.3. Территориальные единицы растительности

Типизация растительности для ее показа на картах на основе синтаксономии часто оказывается невозможной даже при самых крупных масштабах карт, так как интенсивность чередования сообществ разных синтаксонов в пространстве не всегда можно отразить на топографической основе. Из этой ситуации возможны два выхода: выделение контуров по преобладающему синтаксону и выделение комплексов (сочетаний территориальных единиц, *ценохоров*) растительности.

Первый подход проще и оправдан тогда, когда действительно имеются преобладающие синтаксоны, в которые сравнительно небольшими пятнами вкраплены *синтаксоны-спутники*. Однако этот подход чрезмерно упростит картину растительности, если в ограниченном пространстве чередуется несколько синтаксонов. В этом случае высокую информативность могут обеспечить только легенды, в основу которых положен принцип территориальных единиц растительности, то есть «вторичная классификация».

При классификации территориальных единиц признаками становятся сообщества, представляющие определенные синтаксоны, а объектами – сочетания сообществ, организованные закономерностями строения ландшафтов. Такой вариант отражения растительности на картах тесно смыкается с ландшафтоведением и физической географией в широком смысле, а контуры карты становятся индикаторами ландшафтных единиц.

В отечественной НОР территориальные единицы принято называть *ценохорами* (в отличие от синтаксонов, называемых *ценомерами*). В развитии концепции ценохор в растительности четко просматриваются два основных подхода: теоретический анализ (изучение природы и масштаба ценохор) и методический (методы типизации ценохор).

13.3.1. Природа и масштаб ценохор

Природа ценохор и их масштаб исследовались представителями отечественной НОР и были обобщены С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко [1972].

По природе факторов, организующих ценохоры, предлагается различать три следующих типа сочетаний растительных сообществ.

Экологические ряды – сочетания фитоценозов, которые упорядочены вдоль комплексного градиента, опосредствованного в пространстве. Например, явления вертикальной зональности в горах, пояса растительности на аласах или аналогичных ландшафтах – ильменах в дельте

реки Волги. Как в ландшафтах аласов, так и в ильменах на дне котловины расположено озеро и по склонам вверх изменяется увлажнение и засоление. Соответственно, закономерно изменяется состав растительности от озера к возвышенным частям ландшафта.

Серии – это аналогичные упорядоченные вдоль пространственных градиентов сочетания фитоценозов, при условии, что эти ряды являются фиксированными в пространстве стадиями сукцессии. Например, поясность вдоль берега озера: при его зарастании растительность постепенно захватывает все большую часть водной поверхности, и на смену плавающим растениям приходят погруженные растения с плавающими листьями, им на смену – растения-амфибии (*Phragmites australis*, *Typha*), на смену растениям-амфибиям – виды р. *Carex* и т.д. Серией является и растительность речной поймы, где разные фитоценозы представляют разные стадии процесса гологенеза (см. раздел 9.3.3). Таким образом, любая серия – это экологический ряд, но не любой экологический ряд – серия. Пояса растительности в горах, в котловинах аласов или ильменей не переходят друг в друга.

Комплексы – сочетания растительности, когда разные фитоценозы более или менее хаотически чередуются в пространстве, как, например, на степных участках чередуются пятна солонцовых почв с разной мощностью надсолонцового горизонта. Классический пример комплекса – чередование белополынных (*Artemisia lerchiana*) и чернополынных (*Artemisia pauciflora*) в Прикаспийской низменности, также связанное с микрорельефом и пятнистым распределением в почве солей. Комплексы формируются на склонах гор из-за чередования почв с разной мощностью и т.д.

По масштабу, то есть по протяженности в пространстве, различают четыре типа-уровня ценохор:

микрокомбинации – от нескольких метров до десятков метров (примеры: растительность карстовой воронки, смена растительности от вершины гривы к логу в речной пойме);

мезокомбинации – от сотен метров до нескольких тысяч метров (примеры: растительность небольшой поймы, экологический ряд фитоценозов по побережью);

макрокомбинации – от единиц до десятков километров (примеры: растительность крупной поймы шириной больше 3 км, растительность одной горы);

мегакомбинации – от десятков до сотен километров (примеры: растительность горной системы, растительность ландшафтно и климатически однородной территории); эти единицы – уникальны, и потому используются не в картировании, а в районировании растительности.

Сочетания растительности масштаба микрокомбинаций могут входить в состав мезокомбинаций, мезокомбинации – в состав макрокомбинаций и т.д.

Таким образом, разработанная российскими картографами система хорошо отражала идею шкалирования, так как микрокомбинации соот-

ветствовали ценотическому, мезокомбинации – ландшафтному, мегакомбинации – региональному уровням в понимании В.В. Мазинга [1988].

13.3.2. Симфитосоциология

В России развитая теория выделения ценохор не была подкреплена строгой методикой. Ценохоры выделялись (и выделяются) чисто интуитивно и без использования системы ценомеров (ситуация, аналогичная попытке говорить фразы без должного знания слов). В связи с этим представляет немалый интерес направление центрально-европейской фитоценологии, получившее название *симфитосоциологии* и дающее достаточно строгую методику для преобразования системы ценомеров в систему ценохор.

Симфитосоциологи полностью использовали опыт, накопленный фитосоциологией, но заменяли описание пробной площади характеристикой профиля, проведенного через характерные урочища контура-ценохоры. Далее проводилась обработка, аналогичная установлению фитоценонов (см. Приложение), но вместо геоботанических описаний в таблицу помещались описания профилей, а вместо видов – синтаксоны. Количественное участие в сложении ценохоры сообществ разных синтаксонов оценивается на глаз по пятибалльной шкале.

В ходе обработки таблицы выделяются группы сходных профилей, некое подобие фитоценонов – *сигметы*. Затем в ходе процедуры, аналогичной синтаксономическому анализу, устанавливаются ранги сигмет: *сигма-ассоциация* (Sigmetum), *сигма-субассоциация* (Subsigmetum), *сигма-союз* (Sigmion), *сигма-порядок* (Sigmetalia), *сигма-класс* (Sigmetea). Название дается по одному-двум (обычно доминирующим) синтаксонам, наиболее выражающим особенности сигметы.

После Р. Тюксена [Tüxen, 1978], который предложил методику выделения территориальных единиц и их номенклатуру, этот раздел НОР практически не развивался, подходы симфитосоциологии оказались удобными лишь для составления региональных обзоров растительности и крупномасштабных карт ограниченных территорий.

В России достаточно последовательно принципы сигма-синтаксономии были использованы для типизации сложных пространственных структур типа экологических рядов в масштабе мезокомбинаций для аласов Центральной Якутии [Гоголева и др., 1987] и аналогичных ландшафтов ильменей в дельте р. Волга [Голуб, Чорбадзе, 1981]. Ильмени – это котловины, часто с озерами, между буграми Бэра (формы рельефа – продукт древней деятельности воды и ветра).

В табл. 30 приведена синтетическая характеристика пяти сигма-ассоциаций, которые В.Б. Голуб объединил в один сигма-союз *Kochieto prostratae-sigmion*. Сигма-ассоциации представляют стадии развития растительности ильменей при их отделении от дельты Волги и уменьшении промывающего действия паводков. Это ведет к замещению высокопродуктивных зарослей тростника по бережьям озер низкопродуктивными сообществами солянок на месте высохшего озера.

Таблица 30

Характеристика сигмет урочищ западных подstepных
ильменей (по В.Б. Голубу и Н.Б. Чорбадзе [1981])

Диагностические синтаксоны	Порядковый номер сигмет				
	1	2	3	4	5
	Число обследованных урочищ				
	10	20	10	16	14
<i>Д.с. Kochieto prostratae-sigmion</i>					
<i>Kochietum prostratae</i>	IV ¹⁻³	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²
<i>Anabasetum aphyllae</i>	I	II	II		II
<i>Д.с. Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum</i>					
<i>Suaedo salsae-Halocnematum</i>	V				
<i>Limonietum suffruticosi</i>	V				
<i>Suaedo-Frankenietum</i>	V				
<i>Д.с. Suaedo-Phragmiteto-sigmatum</i>					
<i>Suaedo-Phragmitetum</i>		V ¹⁻²			
<i>Alchagio-Artemisietum santonicae</i>		IV			
<i>Д.с. Alismato-Salicornieto-sigmatum</i>					
<i>Alismato-Salicornietum</i>			V ¹⁻²		II
<i>Д.с. Phragmiteto communis-sigmatum</i>					
<i>Phragmitetum communis</i>				V ²⁻²	I
<i>Typhaetum angustifoliae</i>				IV	
<i>Phragmito-Typhaetum laxmanii</i>				III	I
<i>Д.с. Phalaroido-Scirpeto-sigmatum</i>					
<i>Phalaroido-Scirpetum</i>					V
<i>Lepidio-Cynodontetum</i>					V
<i>Cynancho-Artemisietum santonicae</i>					IV
<i>Bolboschoeno-Inuletum britannicae</i>					III
<i>Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae</i>					III
<i>Polygono-Aeluropetum pungentis</i>					III
<i>Salicetum albae</i>					III
<i>Прочие синтаксоны</i>					
<i>Suaedo-Petrosimonietum</i>	V ¹⁻²	II	V ¹⁻²		II
<i>Kalidietum foliate</i>					II
<i>Plantagini-Puccinellietum giganteae</i>		II		IV	II
<i>Suaedo salsae-Salicornietum prostratae</i>	II	IV ⁻²	IV ⁻²		
<i>Elytrigio-Cynodontetum</i>		II	III	V	
<i>Salsoletum dendroides</i>	I	I	II		IV
<i>Elaeagnetum angustifoliae</i>					III
<i>Salicetum triandrae</i>					II
<i>Salsoletum australis</i>	I	I	I		I
<i>Tamaricetum ramassissimae</i>	I	I		I	I
<i>Suaedetum salsae</i>			I		I

Порядковые номера сигмет: 1 – Suaedo salsae-Halocnemeto-sigmatum, 2 – Suaedo-Phragmiteto-sigmatum, 3 – Alismato-Salicornieto-sigmatum, 4 – Phragmiteto communis-sigmatum, 5 – Phalaroido-Scirpeto-sigmatum.

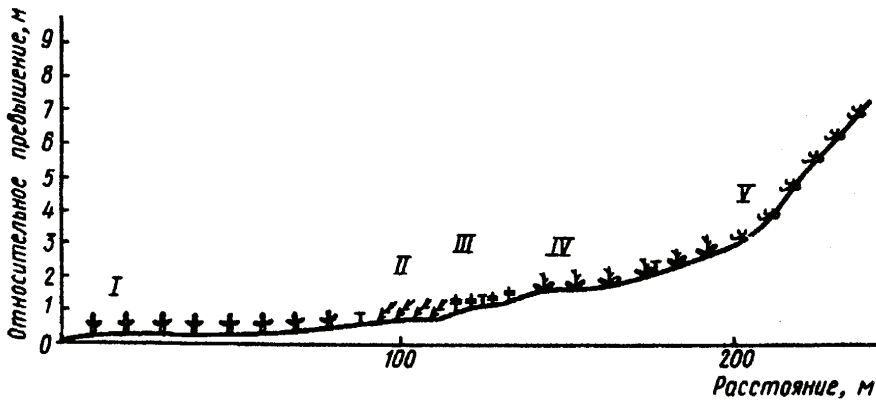


Рис. 22. Профиль через урочище со *Suaedo-Phragmiteto-sigmatum* (по [Голуб, Чорбадзе, 1981]). Ассоциации: I – *Suaedo salsae-Salicornietum prostratae*; II – *Suaedo-Phragmitetum*; III – *Suaedo-Petrosimonetum*; IV – *Alchagio-Artemisietum santonicae*; V – *Kochietum prostratae*

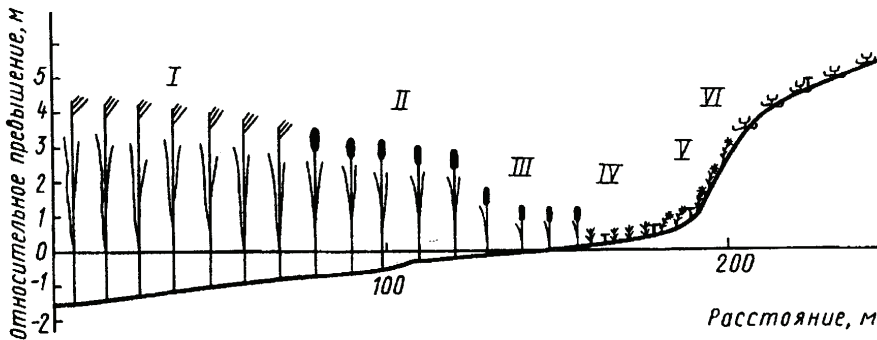


Рис. 23. Профиль через урочище с *Phragmiteto communis-sigmatum* (по [Голуб, Чорбадзе, 1981]). Ассоциации: I – *Phragmitetum communis*; II – *Typhetum angustifoliae*; III – *Phragmito-Typhetum laxmannii*; IV – *Plantagini-Puccinellietum giganteae*; V – *Elytrigio repentis-Cynodontetum*; VI – *Kochietum prostratae*

Рисунки 22–24 позволяют лучше представить себе принцип выделения сигма-ассоциаций как отражение территориальных единиц растительности, соответствующих по масштабу мезокомбинациям и по природе – экологическим рядам.

13.4. Районирование растительности

Сигмасинтаксономия может быть основой не только картирования, но и районирования растительности.

Вопросы геоботанического районирования столь специальные, что мы ограничимся лишь самыми общими оценками подхода и подчеркнем принципиально разные задачи картографирования и районирования растительности.

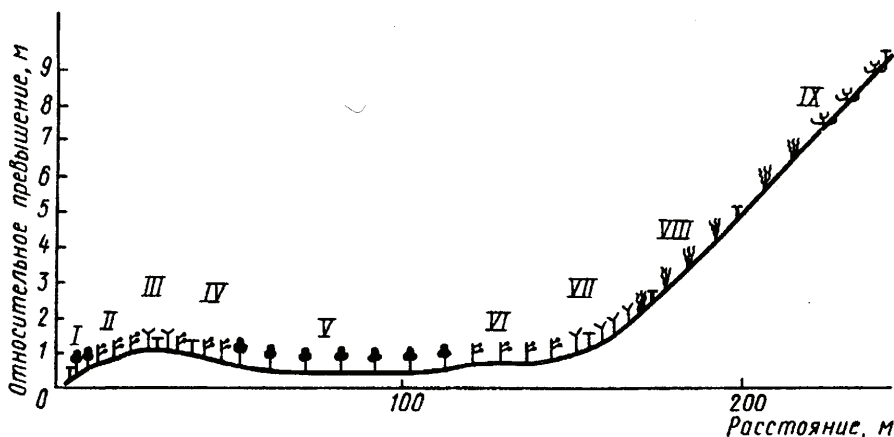


Рис. 24. Профиль через урочище с *Phalaroido-Scirpeto-sigmatum* (по [Голуб, Чорбадзе, 1981]): I, V – субассоциация *Phalaroido-Scirpetum bolboschoenetosum*; II–IV, VI–IX – ассоциации (II, IV, VI – *Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae*; III, VII – *Lepidio-Cynodontetum*; VIII – *Salsoletum dendroidis*; IX – *Kochietum prostratae*)

При картировании ценохоры типизируются, в результате чего в основе карты лежит географический анализ закономерностей повторяемости растительности в сходных экологических и ландшафтных условиях, а при районировании выделяются единицы, каждая из которых уникальна, а их иерархия включает только субъективные, расположенные рядом.

Таким образом, на карте сходные выделы растительности могут быть разобщены в пространстве, а при районировании они всегда сближены.

При районировании растительности, поскольку за ее географическими закономерностями стоят экологические факторы, которые определяют и состав флоры, и характер почв, неизбежна конвергенция получаемых схем с другими вариантами районирования природных комплексов – рельефа, почв, климата, флоры, животного мира и т.д.

Крупным достижением отечественной НОР было геоботаническое районирование растительности СССР, опубликованное в 1947 году (руководили этой работой академики В.Б. Сочава и Е.М. Лавренко). При этом была принята следующая иерархия: район, округ, подпровинция, провинция, группа провинций, область. Кроме того, для показа широтных изменений растительности используется внеранговая единица – геоботаническая полоса.

В основу выделения этих единиц положены по преимуществу эколого-физиономические критерии, характеризующие распределение в пространстве типов растительности и формаций. При районировании горных территорий учитывается тип вертикальной поясности.

Геоботанический район и округ отражали в основном местное варьирование растительности, связанное с геоморфологическими и геологическими особенностями территории. Провинции и подпровинции со-

ставом растительности индицируют степень континентальности климата, а области – явления широтной смены типов растительности.

Впрочем, поскольку эти ранги выделяются по составу растительности, то указанная система отражения не довлеет над процессом районирования и некоторые области (например, северо-океанская луговая) простираются не по широте, а по меридиану. Недостаточная информативность критерия доминантов повлекла необходимость при наличии экологически пластичных доминантов выделять подпровинции и подобласти, а при формациях узкого диапазона – группы провинций.

Безранговые единицы – *пояса* (они используются для отражения зональных изменений в степной и таежной областях), выделяются в основном на флористической основе.

13.5. Бета-разнообразие

Бета-разнообразие – это экологическое разнообразие растительности определенной территории. Оно может быть измерено как ординационными методами через интенсивность изменений растительности на комплексных градиентах, так и числом синтаксонов.

Первый подход в отношении методики более адекватен, так как не дает возможностей проявиться субъективизму исследователей, неизбежному при классификации. Любым из ординационных подходов являются оси максимального варьирования (т.е. ведущие комплексные градиенты), а далее на них бета-разнообразие оценивается через число *полусмен* (Half Change, НС [Whittaker, Woodwell, 1973], т.е. отрезков градиента, на которых произошла замена половины видов).

На рис. 21 показана смена растительности Монголии на градиенте от остепненных пустынь до северного варианта сухих степей. Иллюстрированные на схеме ботанико-географические подразделения – 6 градаций – как раз соответствуют интуитивно уловленным НС растительности, хотя авторы этого деления А.А. Юнатов, Е.М. Лавренко, З.В. Карамышева и др. не имели представления ни о показателе «бета-разнообразие», ни о НС.

На рис. 25 показано изменение состава растительности в характерном для Центральной Якутии ландшафте – аласе вдоль градиента увлажнения (от сухого, прогреваемого в верхней части склона до берега озера). Хотя на рисунке приведена лишь часть видов (их общее число примерно в 4 раза больше), он хорошо показывает, как выделяются полусмены. От верхней части аласа к озеру фитоценозы сменяются почти 4 раза. В начале градиента расположены сухие степи из *Psathyrostachys junceus* и *Stipa krylovii*. Далее повышается постоянство *Festuca lenensis* и *Pulsatilla flavescens* – это пояс луговых степей. Ниже этого пояса располагаются засоленные луга с *Puccinellia tenuiflora* и *Hordeum brevisubulatum*, которые постепенно переходят во влажные луга с *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne* и *Caltha palustris*. По берегу озера расположен пояс прибрежно-водных растений – *Typha latifolia* и *Phragmites australis*.

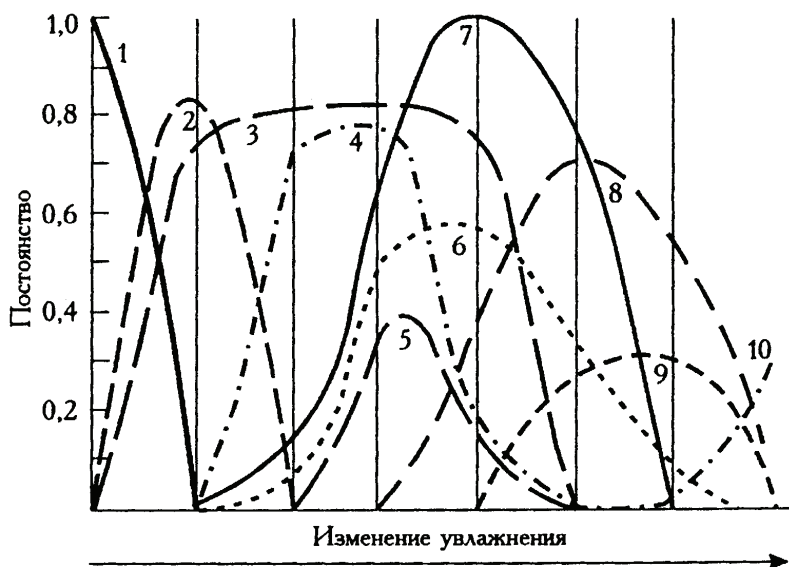


Рис. 25. Распределение некоторых видов аласов Центральной Якутии вдоль градиента увлажнения (по П.А. Гоголевой и др. [1987]): 1 – *Psathyrostachys juncea*; 2 – *Stipa krylovii*; 3 – *Artemisia commutate*; 4 – *Galium verum*; 5 – *Dianthus versicolor*; 6 – *Hordeum brevisubulatum*; 7 – *Puccinellia tenuiflora*; 8 – *Alopecurus arundinaceus*; 9 – *Beckmannia syzigachne*; 10 – *Phragmites australis*

Поскольку эта растительность представляет континуум и невозможно установить, где начинается и заканчивается каждый фитоценоз, то на рисунке вертикальными линиями континуум разбит на отрезки, соответствующие полусменам, с некоторой долей условности. При учете всего видового состава и количественной оценке сходства фитоценозов границы полусмен можно проводить достаточно формализованно. Для приведенного континуума фитоценозов бета-разнообразие составляет 7–8 НС.

Очевидное неудобство такого подхода к измерению бета-разнообразия заключается в том, что оно оценивается только на одном градиенте и оправдано только тогда, когда в растительности четко проявляется влияние одного главного комплексного градиента. Поэтому более универсальным является метод оценки бета-разнообразия через синтаксономическое разнообразие. В этом случае возможна (в зависимости от размеров территории и ее экологической контрастности) оценка на любом уровне – от высших единиц (классов) до низших (вариантов ассоциаций или фаций).

Бета-разнообразие всегда отражает гиперобъем местообитаний ландшафта. Для примера в табл. 31 приведены списки ассоциаций для трех совокупностей растительности Якутии, две из них – это два района поймы р. Лена с разным климатом и третья – аласы. Третья совокупность не представляет территориальной целостности, так как аласы – это комплексы травяной растительности площадью от нескольких со-

тен квадратных метров до нескольких квадратных километров, которые вкраплены в зональную растительность лиственничной тайги. Тем не менее, изученная площадь была достаточна для выявления синтаксономического разнообразия.

Таблица 31

Представленность ассоциаций в двух геоботанических районах
среднего течения р. Лена и в аласах [Mirkin et al., 1992]

Ассоциации	Районы поймы средней Лены		Аласы
	Лесо- степной	Степ- ной	
<i>Thalictro-Hordeetum brevisubulati</i>	+	+	+
<i>Caltho palustris-Hordeetum brevisubulati</i>	+	+	+
<i>Glycerietum triflorae</i>	+	+	+
<i>Caricetum juncellae</i>	+	+	+
<i>Carici lithophilae-Juncetum compressii</i>	+	·	·
<i>Bromopsio inermis-Calamagrostietum langsдорffii</i>	+	·	·
<i>Cacalia hastatae-Calamagrostietum langsдорffii</i>	+	·	·
<i>Kobresietum filifoliae</i>	·	+	·
<i>Puccinellio tenuiflorae-Alopecuretum arundinacei</i>	·	+	·
<i>Anemonidio dichotomae-Calamagrostietum langsдорffii</i>	·	+	·
<i>Eguisetetum fluviatilis</i>	·	+	·
<i>Caricetum aquatilis</i>	·	+	·
<i>Suaedetetum corniculatae</i>	·	+	·
<i>Artemisio jacuticae-Suaedetetum corniculatae</i>	·	+	·
<i>Pulsatilletum flavescentis</i>	·	+	·
<i>Artemisio commutatae-Hordeetum brevisubulati</i>	·	+	+
<i>Puccinellietum tenuiflorae</i>	·	+	+
<i>Scolochloetum festucaceae</i>	·	+	+
<i>Psathyrostachetum juncellae</i>	·	·	+
<i>Stipetum krylovii</i>	·	·	+
<i>Carici duriusculae-Festucetum lenensis</i>	·	·	+
<i>Artemisio rupestris-Festucetum lenensis</i>	·	·	+
<i>Artemisio rupestris-Hordeetum brevisubulati</i>	·	·	+
<i>Polygono sibirici-Puccinellietum tenuiflorae</i>	·	·	+
<i>Alopecuretum arundinacei</i>	·	·	+
<i>Caricetum lithophilae</i>	·	·	+
<i>Scirpetum lacustris</i>	·	·	+
<i>Phragmitetum communis</i>	·	·	+
<i>Typhetum latifoliae</i>	·	·	+
<i>Sparganietum emersi</i>	·	·	+
<i>Hippuridetum vulgaris</i>	·	·	+
<i>Eleocharietum palustris</i>	·	·	+
<i>Butometum umbellate</i>	·	·	+
<i>Senecionetum congesti</i>	·	·	+
<i>Caricetum vesicatae</i>	·	·	+
<i>Suaedo corniculatae-Puccinellietum tenuiflorae</i>	+	·	+
Число ассоциаций	8	15	26

Из табл. 31 очевидно, что бета-разнообразие растительности этих совокупностей, отражаемое числом ассоциаций, меняется по ряду 8–15–26, так как экологическое пространство расширяется за счет удлинения осей увлажнения и засоления. На аласах появляются местообитания для степных сообществ, и повышается разнообразие экотопов для прибрежно-водной растительности (сообщества настоящих плейстофитов не учитывались), а солончаки способствуют обогащению растительности специфическими сообществами солончаковой растительности.

13.6. Основные положения главы 13

Изучение растительности на инфраценотическом уровне стимулировалось развитием картографирования, так как карты растительности (ее «иконические модели») – важнейший результат научных исследований, облегчающий решение задач рационального природопользования и охраны растительности. Возможно шкалирование растительности, то есть ее изучение в разных масштабах инфраценотических уровней: ландшафтном, региональном и планетарном.

Пространственные закономерности растительности могут изучаться ординационными методами – при построении топоклинов вдоль осей высоты над уровнем моря или географической широты. Такие исследования дают ценную информацию о закономерностях изменения видового состава вдоль этих комплексных градиентов, однако неудобны для практического использования как любые результаты ординации.

Для целей составления легенд к геоботаническим картам используются различные системы территориальных единиц, которые могут различаться по природе факторов, ассоциирующих разные сообщества в одно сочетание (различение экологических рядов, серий, комплексов), и по масштабу (выделение территориальных единиц рангов микро-, мезо-, макро- и мегакомбинаций).

Наиболее развитые методические подходы для установления типов сочетаний растительных сообществ разного масштаба разработаны в симфитосоциологии.

Глава 14

ОБОБЩЕНИЕ: ОСНОВНЫЕ КОНТИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

В табл. 32 показаны континуумы инфраценотических уровней и основные подходы к их редукции до дискретных единиц, удобных для практического использования.

В таблице симфитосоциологические континуумы растительности рассмотрены на трех уровнях организации: топографическом, региональном и глобальном. Разумеется, эти уровни также являются результатом прагматической редукции и при необходимости могут быть детализированы на 5 и более масштабов вариации растительности.

Таблица 32

Континуумы инфраценотического уровня

Тип	Характеристика	Направление редукции
<i>Флористические</i>		
Иерархический	Постепенное изменение флоры при увеличении площади учета	Территориальные ранги флор
Гамма-разнообразие	Непрерывное изменение общего видового богатства флор разного ранга	Типы флор по видовому богатству
Систематический состав	Непрерывное изменение систематического состава флор одного ранга	Типы флор по систематическому составу
Фитосоциологический состав	Непрерывное изменение фитосоциологических спектров флор одного ранга	Типы флор по фитосоциологическому спектру
Спектр географических элементов	Непрерывность изменения спектра географических элементов флор одного района	Типы флор по географическому спектру
<i>Симфитосоциологические</i>		
Топографический	Непрерывное изменение растительности под влиянием местных условий вдоль пространственных градиентов масштаба до нескольких километров	Сигметы

Таблица 32 (окончание)

Тип	Характеристика	Направление редукции
Региональный	Непрерывное изменение растительности под влиянием местных условий (высота над ур. м.), а также климата вдоль пространственных градиентов масштаба десятков и сотен километров	Геосигметы, биомы
Глобальный	Непрерывное изменение растительности вдоль пространственных градиентов широтной зональности и континентальности масштаба сотен и тысяч километров	Широтные области, системы широтных зон (сектора), территориальные комплексы масштаба геоботанических провинций
Бета-разнообразие на первых двух уровнях	Непрерывное изменение экологического пространства территориальных единиц	Типы ценохор по бета-разнообразию сообществ

Дополнение

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ НАУЧНЫХ ТРАДИЦИЙ НОР

Сложность растительности как объекта исследования стала причиной плюрализма подходов к ее изучению в разных странах. В настоящее время отмечается процесс конвергенции подходов и выработка единых принципов и методов изучения растительности.

Научные традиции в зарубежной НОР

Южно-европейская (франко-швейцарская) традиция

Традиция охватывает Францию, Италию и Испанию и ее формирование связано непосредственно с деятельностью Ж. Браун-Бланке. В 1920–1930-е годы к ней присоединились многие научные центры, до этого использовавшие иные принципы классификации (например, Скандинавия). Существенный вклад представители этой традиции внесли в теорию сукцессий (W. Ludi) и в развитие теории и методов картографирования растительности (P. Gossen).

В настоящее время эстафету развития подхода Браун-Бланке в значительной степени приняли представители немецкой традиции и скандинавские исследователи, а также россияне.

В своем «первичном» ареале традиция наиболее активна за пределами Франции – в Испании, где много внимания уделяется синтаксономическому разнообразию растительности (школа S. Rivas-Martinez), и в Италии (S. Pignatti). В рамках этой традиции в Испании развиваются математические методы анализа растительности, что сближает ее с английской традицией [Margalef, 1994; Pineda et al., 1994].

Во Франции сегодня можно говорить лишь об одном небольшом активно функционирующем научно-исследовательском институте в г. Байёль, где работали супруги Ж.-М. Жеу и Ж. Жеу-Франк (J.-M. Géhu и J. Géhu-Franck).

В целом процесс конвергенции и ликвидации национально-территориальных традиций коснулся южно-европейской традиции в большей мере, чем остальных, сегодня ее границы практически размыты.

Немецкая традиция

Несмотря на глубокие корни, уходящие в начало XIX столетия (ставшие классикой НОР исследования А. Гумбольта), эта традиция сегодня является по существу производной от южно-европейской, так

как наиболее яркий представитель немецкой НОР в XX веке Р. Тюксен был прямым преемником Ж. Браун-Бланке. Именно Тюксен способствовал развитию подхода Браун-Бланке и расширил ареал его использования до Японии, создал научный центр в Штольценгау (затем – в Рингелне), был организатором многочисленных симпозиумов по синтаксономии, синэкологии и основал главный библиографический журнал НОР – «*Excerpta botanica*».

В рамках этой традиции большое внимание уделяется изучению среды, которая сопряжена с сообществами (Н. Ellenberg), практическому использованию синтаксономии для луговодства (Н. Ellenberg, Е. Klapp) и картографирования (сигмасинтаксономии, т.е. выделению комплексов растительности, R. Tüxen).

Широкое развитие получают также исследования ареалов видов (Н. Meusel) и связи растительности и климата (Н. Walter), составление «Красных книг растительных сообществ» [Dierssen, 1983].

Представители немецкой традиции сыграли большую роль в «экспорте» метода Браун-Бланке на Американский континент (R. Knapp, E. Oberdorfer, P. Gutte, R. Schubert). Немецкая традиция обладает очень высоким научным потенциалом, однако по сей день в основном из-за языкового барьера отличается известной закрытостью. Достижения из других научных традиций (особенно англоязычной) используются весьма мало.

Англоязычная традиция

Традиция объединяет исследователей разных стран и континентов (США, Великобритания, Канада, Новая Зеландия, Австралия, ЮАР) с англоязычным прошлым и настоящим. Она обогатила НОР работами по изучению сукцессий и климакса (F. Clements, A. Tansley, R. Whittaker), по развитию теории и методов изучения континуума (J. Curtis, R. Whittaker, R. McIntosh, M. Austin), по количественной геоботанике (D. Goodall, P. Greig-Smith, E. Pielow, K. Kershaw, M. Hill), по популяционной биологии растений (J. Harper, J. Silvertown), изучению механизмов сосуществования растений и биологического разнообразия (D. Tilman, R. Turkington, J. Parrish, F. Bazzaz, M. Palmer, P. Keddy, J.B. Wilson, S. Hubbel и многие другие).

Следует вспомнить о вкладе в развитие контактов американской и европейской науки Р. Уиттекера [Whittaker, 1962], который опубликовал беспрецедентно полный обзор состояния классификаций растительности в различных фитоценологических школах.

Прибалтийско-скандинавская традиция

Традиция имеет богатейшую историю с корнями в ботанико-географических работах К. Линнея и активной деятельности выдающихся ботанико-географов А. Гумбольдта и Е. Варминга, в оригинальной системе жизненных форм К. Раункиера, в работах блестящего лесного типолога начала XX века А. Каяндера.

Наибольший расцвет традиции отмечается в 1920–1930-е годы, когда ее центр – Уппсальскую школу – возглавил Г. Дю Рие. Однако современный вклад этой традиции в развитие теории НОР сравнительно невелик, что компенсируется самым высоким уровнем исследований за счет использования подходов американских и южно-европейских коллег.

На сегодняшний день здесь наиболее полно представлен весь «банк» идей и методов современной НОР, и потому неслучайно, что именно в Швеции выходит центральный журнал Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) «Journal of Vegetation Science» (JVS).

В своем выдающемся обзоре классификаций растительности Р. Уиттекер [Whittaker, 1962] выразил восхищение вкладом «малых народов Скандинавии и Балтии» в развитие теории экологии в целом. Спустя тридцать лет можно вновь повторить высокую оценку вклада этой традиции, которая сегодня занимает центральное положение в НОР.

По характеру научных исследований к скандинавской школе близка чешская школа фитоценологов, которую сегодня возглавляет М. Хитри.

Российская традиция

К этой традиции следует отнести также НОР Украины, Беларуси и центральноазиатских республик. В странах Балтии (особенно в Эстонии) в период их пребывания в составе СССР сохранялись национальные особенности науки с их ориентацией на скандинавскую НОР. Рассмотрим историю и состояние российской традиции более подробно, подразделив ее историю на три периода.

Предыстория (до 1917 г.)

В этот период российская НОР обладала потенциалом, который не уступал европейской или американской науке. Более того, России принадлежал целый ряд приоритетов в НОР [Дохман, 1973; Трасс, 1976; Masing, 1991]:

- К. Бэр начал изучать первичные сукцессии на Новой Земле в первой половине XIX века;
- Ф. Тецман применил метод квадратов для учетов растительности почти на десять лет раньше шведских специалистов;
- Н.С. Шишкин начал изучать сукцессии пастбищной дигрессии и зацеplинения залежей;
- К. Клаус первым стал составлять фенологические спектры сообществ и выполнил исследования о зависимости флористического богатства и площади;
- А.Ф. Шренк и А.Ф. Миддендорф во второй половине XIX века опубликовали прекрасные ботанико-географические очерки районов Сибири и Арктики;

– И.К. Пачоский в 1891 году предложил термин «фитосоциология», а в 1915 году независимо от Ф. Клементса описал тот вариант автогенетической сукцессии, который затем получил название «модель благоприятствования»;

– С.И. Коржинский, являясь по духу «фитосоциологом», то есть считавший главным фактором организации сообщества отношения между растениями, стоял у истоков открытия «экологии экологов» и предупреждал об опасности уравнивания законов организации лесных и степных сообществ (в последних, по его мнению, фитосоциологические связи несравненно более слабые, чем в лесу).

К этому списку достижений отечественной НОР можно добавить использование Б.А. Келлером метода экологических рядов и блестящие ботанико-географические работы А.Н. Краснова, А.Н. Бекетова, Г.И. Танфильева, Н.И. Кузнецова.

В начале XX столетия в российскую НОР пришли В.Н. Сукачев, А.П. Шенников, В.В. Алехин. В это же время началась активная научная деятельность Л.Г. Раменского – одного из самых ярких фитоценологов XX века. Кстати, когда Алехин писал о том, что российская фитоценология начала столетия по уровню превосходила западную (ему возражал в своей монографии Х.Х. Трасс [1976]), то у него были для этого все основания.

История (1917–1960 гг.)

В советский период до начала 1930-х годов для развития НОР складывались самые благоприятные условия и ее научный потенциал продолжал нарастать. В силу традиций, заложенных еще Петром I и Екатериной II, российская наука отличалась высокой восприимчивостью к достижениям европейских коллег. В. Мазинг [Masing, 1991] считал, что московская школа В.В. Алехина, которая была ликвидирована в послевоенный период, сформировалась под влиянием идей ботаников Упсальской школы Г. Дю Рие.

Ситуация в российской НОР резко ухудшилась в 1930-е годы, когда усилились нападки философов-марксистов и малограмотных биологов, подобных И. Презенту, на фитосоциологию и зарождающуюся экологию [Вайнер, 1991]. В этот период прошли общетеоретические дискуссии с целью консолидации советской геоботаники в единую советскую геоботаническую школу на основе идей В.Н. Сукачева, который в эти годы (вначале вынужденно, а потом уже вполне последовательно) широко использовал риторику диалектического материализма.

Консолидация не была полной, так как Сукачев не оказывал давления на инакомыслящих, тем не менее, в науку на долгие годы пришли представления о единой модели организации растительных сообществ («еловая догма», соответствовавшая модели организации фитоценозов бореальной тайги). Подобно тому, как устанавливались ельник-кисличник или дубняк снытевый, стали выделять осотово-пшеничную и пырейно-костровую ассоциации, причем доминанты (даже слабо вы-

раженные в пустынях или временные в посевах) стали, подобно ели или дубу, именовать эдификаторами.

Разумеется, изоляция от мировой НОР и «примитивное омарксивание» российской науки не могли не приносить негативных результатов. В опале постоянно находилось любое инакомыслие, включая и блестящие теоретические работы Л.Г. Раменского. Тем не менее в этот период советская НОР достигла больших успехов:

- под руководством Е.М. Лавренко и В.Б. Сочавы была составлена карта растительности масштаба 1:4 000 000 с очень содержательным пояснительным текстом в двух томах, которая получила самую высокую оценку зарубежных картографов растительности;

- развивалось учение о жизненных формах и их наиболее дробных подразделениях – экобиоморфах (И.Г. Серебряков, Т.А. Серебрякова, В.Н. Голубев);

- родилось ценопопуляционное онтогенетическое направление Т.А. Работнова и его многочисленных последователей;

- начала свои беспрецедентные эксперименты по созданию искусственных ценозов из улучшенных селекцией видов пустынных растений Н.Т. Нечаева;

- В.Н. Сукачев создал наиболее полную классификацию необратимых изменений растительного покрова;

- проводились углубленные исследования растительности Арктики (В.Д. Александрова, Б.Н. Городков, Б.А. Тихомиров), степной зоны (Е.М. Лавренко, Е.И. Рачковская, З.В. Карамышева, А.А. Юнатов и др.), болот (Е.А. Галкина, Е.М. Брадис, М.А. Боч), пустынь (Л.Е. Родин);

- экспериментально исследовались взаимоотношений видов в лесных сообществах (В.Г. Карпов).

Современная НОР (после 1960 г.)

С 1960-х годов в СССР начался процесс возвращения к международной науке, вначале при исследованиях синдинамики [Александрова, 1964] и использовании количественных подходов [Василевич, 1969, 1972] и позже – при классификации с использованием подхода Браун-Бланке [Александрова, 1969; Классификация..., 1986]. Идеи Дж. Харпера во многом повлияли на развитие популяционной биологии растений [Злобин, 1989; Марков, 1990, 2012].

В 1970–1980-е годы советские исследователи принимали участие в создании серии «Руководство по изучению растительности» [Handbook..., 1973, 1985], которая издавалась в Голландии.

Продолжались фундаментальные исследования Арктики [Матвеева, 1998], растительности пустынь. Под руководством Е.И. Рачковской была составлена крупная сводка «Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)» [2003].

Как уже отмечалось (см. раздел 10.2.3), в 1980–2000-е годы в российской НОР получил распространение подход Браун-Бланке.

Основные положения

В современной НОР за счет развитой структуры системы обмена научной информацией идут активные интеграционные процессы – выработка единых подходов к исследованию растительности и разработка общей теоретической платформы. Тем не менее, в НОР по сей день прослеживаются национально-территориальные традиции, которые отражают историю науки, национально-психологические особенности ученых, наличие все еще сохраняющихся языковых барьеров.

Если в начале столетия количество научных школ в НОР превышало 100, то сегодня можно говорить лишь о пяти национально-территориальных традициях, формирующих «национально-концептуальный континуум»: южно-европейской (франко-швейцарской), немецкой, англоязычной, прибалтийско-скандинавской, российской.

Российская научная традиция обладает высоким научным потенциалом, раскрытие которого сдерживалось в период частичной изоляции от мировой науки. В настоящее время идет активный процесс вхождения представителей российской НОР в международное сообщество, что не замедлило сказаться на повышении авторитета российской науки.

Приложение

ОРГАНИЗАЦИЯ ПРАКТИКУМА ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ

Как уже отмечалось, в НОР вопросы классификации имеют перво-степенное значение. Классифицировать растительность и уметь дать компетентную характеристику растительности территории биостанции, городского лесопарка, окрестностей сельской школы и т.д. должен уметь каждый студент, прослушавший курс фитоценологии.

Предлагаемые материалы по методике классификации растительности рекомендуются для использования во время полевой практики на втором курсе, где студент может научиться определять тип фитоценоза хотя бы до уровня класса и получить представление об индуктивной процедуре выделения фитоценозов. Однако основными пользователями этой части учебника должны быть студенты старших курсов, которые для написания дипломной работы выбрали фитоценологическую (геоботаническую) тему.

Предлагаемые материалы состоят из двух частей: общего описания метода классификации и ключа-определителя основных классов и порядков. Составленный авторами ключ может быть использован в Средней полосе Европейской части России. Авторы полагают, что преподавателю, ведущему курс фитоценологии, нетрудно будет составить аналогичный ключ для более ограниченного региона, где проводится практика (например, окрестностей биостанции).

Уменьшив общее разнообразие классов, ключ можно довести до уровня союза или даже (если выполнены соответствующие исследования) ассоциации. Важно освоить сам принцип составления ключа и отбора признаков для диагностирования синтаксонов разного ранга, которые, несмотря на флористические принципы классификации методом Браун-Бланке, часто оказываются не только флористическими, но и физиономическими и даже эколого-топологическими, скоррелированными с флористическим составом сообществ.

Часть 1

МЕТОДИКА ОПИСАНИЯ И КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПОДХОДА БРАУН-БЛАНКЕ

1.1. Рекогносцировка и аналитический этап классификации

Рекогносцировкой является первая экскурсия в природу, когда преподаватель рассказывает об основных единицах растительности и формирует у студентов представление об общем синтаксономическом разнообразии района, где проводится практика. Для этого руководителю практики нужно хорошо знать растительность и уметь так построить экскурсию, чтобы в ее ходе охватить все основные классы растительности.

Аналитический этап наиболее сложен, так как для выполнения геоботанических описаний студенты должны хорошо знать флору. Обучая технике выполнения геоботанических описаний, преподаватель должен объяснить важность полного выявления флористического состава на описываемой площадке. Любое растение, которое неизвестно студенту, должно быть взято в «справочный гербарий». Обычно такой гербарий с одного описания закладывается в один лист, и неизвестные растения в нем нумеруются. Эти номера пишут на бумажных ленточках, которые прикрепляют (оборачивают вокруг стебля) к растению. Последнее необходимо, так как у разных неизвестных растений, которые включаются в описание под номерами, будет разное обилие-покрытие.

Последовательность действий при выполнении геоботанического описания следующая.

Выбор места описания. Пробные площадки для геоботанических описаний закладываются в однородных (гомогенных) участках растительности, представляющих ранее намеченные в ходе рекогносцировки совокупности: опознаваемые на глаз варианты сухих и влажных лесов, лугов, участки пашни, рудеральные группировки и т.д. Описывать все подряд нецелесообразно, так как при этом усложняются последующие этапы классификации. Если ставится более простая задача научить студента делать описания и разнообразие описываемых сообществ ограничено, то можно описывать любой гомогенный участок растительности.

Выбор размера и формы описываемого участка растительности. Как правило, используются пробные площадки квадратной формы. Для лесов они имеют размер 20×40 м или 25×25 м (можно использовать площадки 10×10 м), для лугов – 5×5 м или 10×10 м.

Растительность, фитоценозы которой имеют меньшие размеры или представлены узкими полосами (прибрежно-водная растительность

вдоль берега реки или озера, заросли рудеральных растений на буртах земли, вдоль заборов или между плитами покрытия городских площадей и т.д.), можно описывать без заложения пробных площадок, в «естественных границах». Это может быть полоса прибрежно-водного сообщества длиной 10–15 м, однородное пятно рудеральной растительности, несколько «просветов» между плитами покрытия городской площади и т.д.

Следует стремиться к тому, чтобы описываемая площадь была не меньше минимального ареала, о котором говорилось в разделе 8.1.1. На практике при описании растительности, имеющей комплексный характер, приходится использовать площади описания и меньшего размера. Единственное требование, которое нельзя нарушать при определении размера участка, – требование гомогенности. Описываемая площадка (или пятно растительности в естественных границах) должна быть однородна на глаз, то есть расположена в однородном местообитании (это не обязательно ровное место, но и участок склона, в пределах которого не произошло смены доминантов и существенного изменения флористического состава).

Составление описания. Геоботанические описания составляются на специальных бланках, их можно выполнять и в тетради (полевом дневнике). Каждое описание в качестве обязательных элементов содержит указание даты, автора, местоположения (топографической привязки) и местообитания.

При описании древесной растительности отдельно описываются древесный, кустарниковый, травяной и (при наличии) моховой ярусы, причем, древесный ярус подразделяется на ярусы-пологи – взрослых деревьев, подроста и возобновления. В приведенном ниже примере автор описания разбил древесный ярус даже на 4 яруса, подразделив подрост на крупный и мелкий. Иногда при геоботаническом описании указывают высоту отдельных растений и фенологическое состояние видов, но это не обязательно.

Важным параметром фитоценоза является покрытие – в сложном травостое покрытие указывается по ярусам, причем сумма покрытия за счет ярусного перекрытия может превышать 100%. Обычно используется шкала проективного покрытия Браун-Бланке, которая имеет следующее содержание:

- г – вид чрезвычайно редок, покрытие незначительное;
- + – вид редок и имеет малое проективное покрытие;
- 1 – особей вида много, но покрытие не более 5%;
- 2 – число особей вида велико, проективное покрытие 5–25%;
- 3 – число особей вида любое, проективное покрытие 25–50%;
- 4 – число особей вида любое, проективное покрытие 50–75%;
- 5 – число особей вида любое, проективное покрытие более 75%.

Приведем два описания, выполненных профессиональным фитоценологом Лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН.

Пример описания травяного фитоценоза

№ описания: 94.

Автор описания: Григорьев И.Н.

Дата описания: 03.07.90.

Местоположение: Башкортостан, Краснокамский район, 6 км к югу от деревни Тарасово, правый берег Камы.

Местообитание: понижение между грив.

Почва: влажно-луговая слабо оглеенная.

Площадь описания: 100 м².

Проективное покрытие травяного яруса: 95%.

Проективное покрытие мохового яруса: 1%.

Средняя высота травяного яруса: 60 см.

Максимальная высота травяного яруса: 110 см.

Задернение: 25%.

Число видов в описании: 56.

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
<i>Alopecurus pratensis</i>	3	<i>Ranunculus acris</i>	+
<i>Festuca pratensis</i>	2	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+
<i>Elytrigia repens</i>	1	<i>Symphytum officinale</i>	+
<i>Poa pratensis</i>	+	<i>Glechoma hederacea</i>	+
<i>Agrostis gigantea</i>	+	<i>Viola montana</i>	+
<i>Carex praecox</i>	1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+
<i>Poa palustris</i>	+	<i>Phleum phleoides</i>	+
<i>Carex caespitosa</i>	1	<i>Iris sibirica</i>	2
<i>Eleocharis palustris</i>	1	<i>Eryngium planum</i>	2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	<i>Equisetum pratense</i>	+
<i>Veronica longifolia</i>	+	<i>Thalictrum flavum</i>	+
<i>Allium angulosum</i>	+	<i>Calamagrostis epigeios</i>	2
<i>Rorippa brachicarpa</i>	+	<i>Lathyrus pratensis</i>	2
<i>Inula britannica</i>	1	<i>Mentha arvensis</i>	2
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	<i>Taraxacum officinale</i>	+
<i>Peucedanum palustre</i>	+	<i>Potentilla anserina</i>	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	<i>Galium album</i>	2
<i>Lysimachia nummularia</i>	3	<i>Veronica scutellata</i>	+
<i>Leucanthemum vulgare</i>	2	<i>Poa angustifolia</i>	+
<i>Inula hirta</i>	+	<i>Rosa majalis</i>	2
<i>Serratula coronata</i>	+	<i>Viola canina</i>	+
<i>Galium rubioides</i>	+	<i>Hieracium umbellatum</i>	+
<i>Rumex confertus</i>	+	<i>Plantago major</i>	2
<i>Vicia cracca</i>	+	<i>Prunella vulgaris</i>	+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	<i>Sedum telephium</i>	2
<i>Cirsium setosum</i>	+	<i>Cenolophium fischeri</i>	+
<i>Triplolium vulgare</i>	+	<i>Galium septentrionale</i>	+
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	<i>Phalaroides arundinacea</i>	2

Пример описания лесного фитоценоза

№ описания: 1.

Автор описания: Григорьев И.Н.

Дата описания: 24.06.90.

Местоположение: Башкортостан, Краснокамский район, 1,5 км к востоку от деревни Николо-Березовка.

Местообитание: выровненный участок.

Почва: темно-серая лесная.

Площадь описания: 625 м².

Древесный ярус:

- средняя высота 35 м, максимальная – 40 м;
- средний диаметр ствола 40 см, максимальный – 65 см;
- расстояние между стволами 5 м;
- проективное покрытие 60%;
- формула древостоя 6С4Е.

Кустарниковый ярус:

- проективное покрытие 10–15%;
- средняя высота 1,5–2 м.

Травяной ярус:

- проективное покрытие 65%;
- средняя высота 20–30 см, максимальная – 70 см.

Моховой ярус:

- проективное покрытие 1–2%.

Число видов общее: 66.

Число древесных, кустарниковых и травяных видов: 56.

Число видов мхов: 10.

Список видов	Обилие			
	Древесный ярус			
	1-й	2-ой	3-ий	4-ый (возобновление)
<i>Pinus sylvestris</i>	3	+	+	+
<i>Picea abies</i>	2	1	+	+
<i>Abies sibirica</i>			+	+
<i>Quercus robur</i>		+		+
<i>Tilia cordata</i>			+	+
<i>Sorbus aucuparia</i>			+	+
<i>Ulmus laevis</i>		2	+	+
<i>Betula verrucosa</i>			2	
<i>Padus avium</i>				+
<i>Salix</i> sp.		2		
<i>Populus tremula</i>	+			

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
Кустарниковый ярус			
<i>Euonimus verrucosa</i>	1	<i>Rubus idaeus</i>	+
<i>Sambucus sibirica</i>	+	<i>Viburnum opulus</i>	2
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	<i>Rosa glabrifolia</i>	+
<i>Daphne mesereum</i>	2		

Список видов	Обилие	Список видов	Обилие
Травяной ярус			
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	<i>Moehringia trinerva</i>	2
<i>Oxalis acetosella</i>	3	<i>Solidago virgaurea</i>	2
<i>Equisetum pratense</i>	2	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2
<i>Lathyrus vernus</i>	+	<i>Orthilia secunda</i>	2
<i>Rubus saxatilis</i>	+	<i>Betonica officinalis</i>	2
<i>Asarum europaeum</i>	1	<i>Viola selkirkii</i>	2
<i>Urtica dioica</i>	+	<i>Vicia sepium</i>	2
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	<i>Galium spurium</i>	2
<i>Pulmonaria mollissima</i>	+	<i>Fragaria vesca</i>	2
<i>Actaea spicata</i>	+	<i>Viola hirta</i>	2
<i>Polygonatum officinale</i>	+	<i>Campanula persicifolia</i>	2
<i>Lilium martagon</i>	2	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	+
<i>Chelidonium majus</i>	+	<i>Pteridium aquilinum</i>	+
<i>Aconitum septentrionale</i>	+	<i>Carex rhizina</i>	+
<i>Paris quadrifolia</i>	2	<i>Adoxa maschatellina</i>	2
<i>Geum urbanum</i>	+	<i>Melica nutans</i>	2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	<i>Milium effusum</i>	2
<i>Luzula pilosa</i>	+	<i>Geranium sylvaticum</i>	2
<i>Carex digitata</i>	+	<i>Dryopteris cartusiana</i>	+
Моховый ярус			
<i>Rhodobrium roseum</i>	+	<i>Brachythecium oedipodium</i>	2
<i>Pleurozium schreberi</i>	2	<i>Brachythecium salebrosum</i>	2
<i>Mnium pseudopunctatum</i>	2	<i>Mnium cuspidatum</i>	2
<i>Dicranum rugosum</i>	2	<i>Lophocolea heterophylla</i>	2
<i>Hypogimnia physodes</i>	2	<i>Drepanocladus uncinatus</i>	2

1.2. Синтетический этап классификации

Синтетический этап классификации распадается на следующие операции:

1. Составление валовой неупорядоченной таблицы.
2. Составление таблицы постоянства.
3. Составление активной таблицы – выявление групп видов со сходным распределением по описаниям, объединение всех прочих видов в пассивную таблицу.
4. Переупорядочение столбцов активной таблицы и установление фитоценонов; аналогичное переупорядочение пассивной таблицы.
5. Определение постоянства видов в фитоценонах – составление парциальной синтетической таблицы.
6. Объединение парциальных таблиц и синтаксономический анализ.

Все операции обработки материала на этом этапе выполняются с использованием компьютерной программы *Microsoft Excel*.

В качестве исходного материала для иллюстрации описываемых операций использовано 19 геоботанических описаний на площадках 10×10 м², выполненных для луговой растительности Архангельского

района Башкортостана (северная лесостепь, почвы от темно-серых лесных до луговых черноземовидных выщелоченных). Выбранный пример представляет совокупность, которая достаточно легко делится на типы. При работе с реальными геоботаническими объектами синтетический этап может быть более сложным.

Составление валовой неупорядоченной таблицы и таблицы постоянства

Операция составления таблиц так же важна, как и установление предварительных типов во время аналитического этапа полевого обследования. Достаточно массовый материал (а обычно для характеристики небольшого, но разнообразного по растительности района выполняются десятки или даже сотни описаний) не следует включать в одну таблицу. Удобнее последовательно обрабатывать несколько таблиц, стыкуя результаты обработки в единую синтетическую (синоптическую) таблицу во время последней заключительной операции синтаксономического анализа. При этом к фитоценологической таблице для одного акта обработки на синтетическом этапе предъявляются два требования:

1. Не следует включать в одну таблицу описания, которые очевидно (без обработки) отличаются по флористическому составу, например, описания степей и влажных лугов, гликофитных лугов и солончаков, сбитых пастбищ и богаторазнотравных сенокосов. Эколого-фитоценотический диапазон выборки описаний должен быть таким, чтобы видовой состав сменился полностью не более одного раза. При этом обычно во всей совокупности описаний присутствует группа сквозных видов из эвритопов широкого экологического диапазона. Нужно стремиться к тому, чтобы описания в одной таблице вдоль каждого из ведущих комплексных градиентов изменялись не более чем на 2 НС (НС – полусмен, см. раздел 13.5). Таким образом, до составления фитоценологических таблиц, целесообразно «на глаз» разделить всю совокупность описаний на несколько бесспорно различающихся групп, последовательно сменяющих друг друга вдоль комплексных градиентов.

2. Не следует включать в одну таблицу более 70 описаний, поскольку таблицы большого объема неудобны для обработки. Если в таблице рекомендованного выше эколого-фитоценотического диапазона слишком много описаний, то ее можно разделить на части по географическому принципу и отдельно обрабатывать описания разных районов. В этом случае таблицы будут не «последовательными» (т.е. представляющими описания совокупностей, сменяющих друг друга в экологических рядах), а «параллельными».

Если результаты обработки в таких «параллельных» таблицах будут идентичными, то выделенные группы описаний можно объединить на заключительной стадии обработки (так же поступают со сходными группами описаний из «последовательных» таблиц, поскольку возмож-

но формирование таких групп в смежных по положению в экологическом ряду таблицах).

Если же у выделенных групп описаний будут выявлены какие-то различия, то такая параллельная обработка позволит на синтаксономическом этапе выделить географические варианты.

Валовая неупорядоченная таблица – это матрица значений обилия видов в фитоценозах, строки которой соответствуют видам, а столбцы – геоботаническим описаниям. В отечественной литературе такую таблицу традиционно называют *сводным списком*. Эта таблица является исходной для обработки, и в зависимости от того, как она составлена, обработка будет более сложной или более простой.

При составлении этой таблицы используют эвристическую информацию, накопленную к моменту обработки, то есть знание об экологии видов и фитоценозов, приобретенное на аналитическом этапе, при работе в смежных районах или при изучении литературы. Если фитоценолог знает растительность хорошо, то он может составить исходную таблицу так, что дальнейшая обработка сведется к минимуму. Такой исследователь обычно уже в поле при рекогносцировке и на аналитическом этапе намечает фитоценозы и в ходе табличной обработки только выбраковывает описания, отклоняющиеся от типичного.

Все описания следует по возможности упорядочить вдоль комплексного градиента, который является ведущим для данной растительности. В приводимом примере описания с самого начала были упорядочены по нарастанию сухости. В ходе обработки этот предварительный порядок пришлось уточнять, но он значительно облегчил установление диагностических групп видов, а затем и фитоценозов.

Если комплексных градиентов несколько, например, растительность изменяется в результате изменения увлажнения и засоления, нужно внутри группы «влажных» описаний группировать вместе описания на почвах сходного засоления (например, описания пресных, слабосолончаковых и сильносолончаковых почв). Аналогично целесообразно предварительно сгруппировать и виды со сходной экологией. Если эвристическая информация отсутствует или незначительна, порядок расположения описаний и видов может быть более или менее случайным.

Задачей дальнейшей обработки является параллельное упорядочение строк и столбцов (в количественной геоботанике это называется RQ-методом) и в итоге – *диагонализация* составленной таблицы. Строкам (видам) и столбцам (описаниям) нужно придать такой порядок, чтобы рядом оказались сходные по экологии виды и сходные по видовому составу описания. В таблице должна просматриваться диагональ из групп клеток, соответствующих встрече групп близких по экологии видов в группах фитоценозов сходных местообитаний, причем и те, и другие упорядочены вдоль ведущего комплексного градиента.

Поскольку принцип составления валовой неупорядоченной таблицы достаточно понятен, мы сочли возможным сразу привести готовую таблицу постоянства (табл. П 1).

Таблица постоянства составляется следующим образом: вначале рассчитывается постоянство каждого вида в описаниях таблицы, а затем строки располагаются в нужном порядке.

Цель этой таблицы – предварительно выявить дифференцирующие виды. Поскольку таковыми не могут быть виды, встречающиеся во всех или почти во всех описаниях или, напротив, в малом числе описаний, то дифференцирующие виды следует искать среди видов среднего постоянства. В практике флористической классификации для разделения видов по постоянству на три группы приняты следующие пороги:

более 60% – высокого постоянства,
60–20% – среднего,
менее 20% – низкого.

В таблицах с малым числом описаний иногда целесообразно поднять верхний порог до 70–80%, при большом числе описаний нижний порог сместить до 10%. В нашем примере принят 20%-ный нижний порог видов среднего постоянства.

Таблица П 1

Таблица постоянства видов (С – постоянство)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
I. Группа видов высокого постоянства																				
<i>Lotus corniculatus</i>	+	1	2	2	3	+	1	3	2	+	+	+	+	+	2	+	3	r	+	100
<i>Fragaria viridis</i>		r	4	r	+		1	2	+	2	+	3	+	1	3	2	2	2	3	95
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	r	2	+	1	+	1	3		+		1	1	+		+	+	+	84
<i>Cichorium inthybus</i>	r	+	+	+	+	+		+				r	+	+	+	r	+	r	r	79
<i>Galium mollugo</i>	+		r	+	+		+	+		+	+	r	1	1	+	r	+	r		79
<i>Potentilla impolita</i>	r		+		+	r	+	+	+	+			+	+		+	+	+	+	74
II. Группа видов среднего постоянства																				
<i>Agrimonia eupatoria</i>			r				+	+	r	+	+	2	+		+	+	r	+	+	68
<i>Festuca pratensis</i>		2	2	1	2	1	2	3	+		+		2	2		r				63
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+		1	1	+	+	+	+			r		+			+	r		63
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	2	1	1		2		+		2	2						58
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	1	+	+	+	+					+	+	+					58
<i>Plantago media</i>		r	r		1	+	+	+	2		+			+			2		+	58
<i>Geum urbanum</i>		+		r	r	r			r	r	r		+	+		r			r	58
<i>Artemisia absinthium</i>			+				+	+	r	+	1	r			+	2	+		r	58
<i>Carduus acanthoides</i>								+	+	1	r	+		+	r	+	+	r	+	58
<i>Trifolium pratense</i>	+	1	r	+	1	1			r				1	1		r				53
<i>Poa angustifolia</i>			1		2		1			r	+	+		+		+	2	1		53
<i>Elytrigia repens</i>		+	+	+			2	+	+				+				+	+	r	53
<i>Convolvulus arvensis</i>		+	+	r	r	+				+			+			+	r	r		53
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		2	+	1		+			1		1	+						47
<i>Plantago lanceolata</i>	r			+	+	+	+						+	+				r	+	47
<i>Trifolium repens</i>	r		r		+	1	+		+					r				r	+	47
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+						+	1	r		+			1		+	+		+	47

Таблица П 1 (Продолжение)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
<i>Veronica chamaedrys</i>		+			+	+		+	+		+	r	+	+						47
<i>Berteroa incana</i>								+	+	+	+	+			+	+	1	+		47
<i>Picris hieracioides</i>	r	+			+	+	+				+			+	+		r			47
<i>Inula britannica</i>			+		+			r	r			r			+	r		+	r	47
<i>Origanum vulgare</i>			+				+	+		+	+				+	+		r	+	47
<i>Linaria vulgaris</i>	r		1	r	r	r	2	+			+		+							47
<i>Phleum pratense</i>	+	1	r	2	+	+							+	2						42
<i>Poa pratensis</i>	+			2		+		2	+				+	1					+	42
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+		+		1	+		+				1	1						42
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+			r				+	r						42
<i>Salvia verticillata</i>										+		2			1	3	+	1	r	37
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1						37
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r			r				+	1				r		37
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+			+								+	+	r				+	37
<i>Cynoglossum officinale</i>			+				+	r	r		r						r		+	37
<i>Verbascum nigrum</i>							+	+		+	r				+		r		+	37
<i>Cirsium setosum</i>	r	+		r							r		r		+					37
<i>Glechoma hederacea</i>	+			+		r		+			+	+	+							37
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+	+			+	r					r		+	+						37
<i>Echium vulgare</i>										r		+				+	1	r	+	32
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+							+							32
<i>Carum carvi</i>	r	+		1				+			+			+						32
<i>Euphorbia waldsteinii</i>		+			r	r		+					+				r			32
<i>Rhinanthus minor</i>	+	+			+	1							+	1						32
<i>Trifolium medium</i>	r		r		+						+			r					+	32
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1						32
<i>Plantago major</i>	+			+	r	+							+							26
<i>Oberna behen</i>	r				+	r		r			+									26
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+								+	+						26
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r								r						26
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r							26
<i>Ranunculus acris</i>		+		+		r							+	+						26
<i>Clinopodium vulgare</i>							+		r	+	r				r					26
<i>Calamagrostis epigeios</i>		r	r							3					4				+	26
<i>Barbarea arcuata</i>				+		r							+	+						21
<i>Rumex acetosa</i>		+			+	r								+						21
<i>Hypericum perforatum</i>		+			+	+							+							21
<i>Lappula squarrosa</i>								+								r	r	+		21
<i>Chenopodium album</i>											+				r		r	r		21
<i>Betonica officinalis</i>	r	+			r								+							21
<i>Rumex acetosella</i>	+				+								+	r						21
<i>Veronica teucrium</i>	r							+					+	+						21
<i>Myosotis arvensis</i>	r					r							+					r		21
<i>Primula macrocalyx</i>		+									1		r	r						21
<i>Tussilago farfara</i>					+						r	r	+							21

Таблица П 1 (Продолжение)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
III. Группа видов низкого постоянства (ниже 20%)																				
<i>Trifolium montanum</i>	r				+									r						16
<i>Centaurea jacea</i>	+	+		r																16
<i>Agrostis gigantea</i>					1								+	1						16
<i>Bromopsis inermis</i>				+										+					+	16
<i>Viola tricolor</i>	+				+								+							16
<i>Lactuca tatarica</i>										+	+	r								16
<i>Geranium pratense</i>		+		+										+						16
<i>Knautia arvensis</i>						+							+	+						16
<i>Rumex confertus</i>		+				+								r						16
<i>Carex contigua</i>		+											+	+						16
<i>Potentilla intermedia</i>		r				r							1							16
<i>Erigeron acris</i>									r				r						+	16
<i>Pastinaca sylvestris</i>					r						+				+					16
<i>Medicago lupulina</i>											r						+	r		16
<i>Consolida regalis</i>									+		r					+				16
<i>Acinos arvensis</i>							r											r	+	16
<i>Carex praecox</i>				+												+			3	16
<i>Arenaria serpyllifolia</i>								+									r	r		16
<i>Silene noctiflora</i>								r								r		r		16
<i>Carex leporina</i>		+											+							11
<i>Tanacetum vulgare</i>						r								r						11
<i>Fallopia convolvulus</i>												+						r		11
<i>Melandrium album</i>										+		+								11
<i>Sedum telefium</i>				r										r						11
<i>Potentilla anserina</i>				+	r															11
<i>Euphrasia vernalis</i>					+								+							11
<i>Centaurea stenolepis</i>					r									r						11
<i>Geranium sibiricum</i>							+								+					11
<i>Saponaria officinalis</i>												r			+					11
<i>Galeopsis ladanum</i>			+															r		11
<i>Pteridium aquilinum</i>																		3	+	11
<i>Campanula persicifolia</i>													r	r						11
<i>Chaerophyllum prescottii</i>													r	+						11
<i>Angelica sylvestris</i>													r							5
<i>Agrostis stolonifera</i>	r																			5
<i>Carex pallescens</i>		+																		5
<i>Bunias orientalis</i>						r														5
<i>Vicia sepium</i>		+																		5
<i>Phragmites australis</i>						+														5
<i>Rumex crispus</i>													+							5
<i>Galium boreale</i>														1						5
<i>Nonea pulla</i>																r				5
<i>Dracocephalum uniflorum</i>																	r			5
<i>Cerastium arvense</i>							+													5

Таблица II 1 (Окончание)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	С
<i>Aegopodium podagraria</i>											+									5
<i>Carduus nutans</i>							+													5
<i>Lamium album</i>											г									5
<i>Trifolium arvense</i>							+													5
<i>Vicia tenuifolia</i>											г									5
<i>Viola pumila</i>											+									5
<i>Anthemis tinctoria</i>																		+		5
<i>Digitalis grandiflora</i>																		+		5
<i>Echinops sphaerocephala</i>														г						5
<i>Erysimum hieracifolium</i>																г				5
<i>Geranium sylvaticum</i>																+				5
<i>Falcaria vulgaris</i>																	г			5
<i>Leonurus quenquelobatus</i>										г										5
<i>Melilotus albus</i>														+						5
<i>Melilotus officinalis</i>																	г			5
<i>Plantago major</i>										г										5
<i>Seseli libanotis</i>														+						5
<i>Stachys arvensis</i>																		л		5
<i>Thymus sp.</i>															+					5
<i>Ulmus glabra</i>										+										5
<i>Urtica dioica</i>																			+	5
<i>Phlomis tuberosa</i>																			+	5
<i>Arctium lappa</i>			г																	5
<i>Arctium tomentosum</i>		г																		5
<i>Bupleurum longifolium</i>														+						5
<i>Campanula glomerata</i>	г																			5
<i>Galeopsis speciosa</i>	г																			5
<i>Hieracium ambiguum</i>														+						5
<i>Heracleum sibiricum</i>														+						5
<i>Lathyrus sylvestris</i>															г					5
<i>Lysimachia vulgaris</i>					г															5
<i>Melampyrum cristatum</i>	г																			5
<i>Phleum phleoides</i>															+					5
<i>Polemonium caeruleum</i>															г					5
<i>Viola hirta</i>															+					5

Разделение таблицы постоянства на активную и пассивную

При этой операции единая таблица делится на две части:

1) виды среднего постоянства, включающие «претендентов» на роль дифференцирующих видов, на основании которых группируются описания, и

2) прочие виды (с высоким и низким постоянством), среди которых заведомо нет «претендентов», и потому на данном этапе эта часть таблицы не участвует в классификации.

Среднее постоянство вида само по себе еще не является показателем его дифференцирующей роли. Дифференцирующими могут быть лишь те виды, которые своим присутствием отражают экологические различия фитоценозов в таблице. Чтобы выявить их, поступают следующим образом: поочередно сопоставляют строки видов средней встречаемости друг с другом, выделяя в активную таблицу группы видов со сходным распределением по описаниям. Те виды, которые не попали в группы, вместе с видами высокого и низкого постоянства образуют пассивную таблицу.

На этом этапе особенно важна интуиция исследователя, которая опирается на его знание растительности, а точнее – экологии видов. Опытный исследователь интуитивно ищет вид – «центр кристаллизации» или несколько таких видов в соответствии с ожидаемым числом групп дифференцирующих видов, например, вид самой ксерофитной или самой гигрофитной ориентации, наиболее выраженный галофит, ацидофил, дигрессионный (устойчивый к выпасу) вид и т.д.

Под эти «центры» подбираются виды, которые имеют сходное с видами-«центрами» распределение по описаниям или, напротив, «отталкиваются» от них (т.е. встречаются в тех описаниях, где нет видов-«центров»).

Строки видов, которые не показали четкого положительного или отрицательного отношения к «центрам», относятся к пассивной таблице.

Если исследователь не уверен, что «центры» им выбраны удачно, он может повторить попытку, выбрав другие «центры».

Для ускорения обработки преподаватель, который знает ее будущие результаты, может указать студентам «центры кристаллизации» и тем самым облегчить их работу. Таким образом, внутреннюю интуицию, которой, в отличие от опытного фитоценолога, студент не обладает, преподаватель заменяет дополнительной информацией об экологии видов и фитоценозов.

Табл. П 2 включает виды среднего постоянства, она разделена на активную часть из видов, имеющих диагностическую роль и в дальнейшем используемых для группирования описаний в фитоценоны, и виды с более или менее индифферентным распределением по описаниям, которые вместе с видами высокого и низкого постоянства составляют пассивную часть таблицы, не играющую роли при установлении порядка описаний и их группировании в фитоценоны. Для видов, включенных в активную часть таблицы, рамками показано их распределение по описаниям таким образом, чтобы было несложно представить себе итоги сопоставления строк при переупорядочивании таблицы. Разместив рядом строки со сходным положением рамок, можно легко получить результат переупорядочения строк, показанный в табл. П 3.

В рассматриваемом примере разделение видов на группы достаточно сложное. Наряду с непересекающимися группами сухолюбивых («центр кристаллизации» – *Salvia verticillata*) и луговых видов нормального увлажнения («центр кристаллизации» – *Phleum pratense*), имеются две группы с пересекающимися диапазонами. Одна из них

объединяет виды, тяготеющие к «увлажненной» части таблицы («центр кристаллизации» – *Festuca pratensis*), а другая – к ее «сухой» части («центр кристаллизации» – *Origanum vulgare*). Виды этих групп в значительном числе описаний встречаются совместно.

Таблица П 2

Выделение групп диагностических видов из видов среднего постоянства

Виды	Номер описания																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Активная часть																			
<i>Agrimonia eupatoria</i>		r						+	+	r	+	+	2	+		+	+	r	+
<i>Festuca pratensis</i>	2	2	1	2	1	2		3	+		+		2	2			r		
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	2	1		1		2		+	2	2					
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	1	+	+		+	+					+	+	+			
<i>Plantago media</i>		r	r		1	+		+	+	2		+		+			2		+
<i>Artemisia absinthium</i>			+					+	+	r	+	1	r			+	2	+	r
<i>Carduus acanthoides</i>								+	+	1	r	+		+	r	+	+	r	+
<i>Trifolium pretense</i>	+	1	r	+	1	1			r				1	1			r		
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		2	+	1		+			1		1	+					
<i>Plantago lanceolata</i>	r			+	+	+		+					+	+				r	+
<i>Veronica chamaedrys</i>		+			+	+		+	+	+	+	r	+	+					
<i>Berteroa incana</i>								+	+	+	+	+				+	+	1	+
<i>Inula britannica</i>			+		+			r	r			r				+	r	+	r
<i>Origanum vulgare</i>			+					+	+	+	+					+	+		r
<i>Linaria vulgaris</i>	r		1	r	r	r		1	+		+	+	+						
<i>Phleum pratense</i>	+	1	r	2	+	+							+	2					
<i>Poa pratensis</i>	+			2	+			2	+				+	1					+
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+		+		1		+	+				1	1					
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+			r				+	r					
<i>Salvia verticillata</i>										+	2					1	3	+	1
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1					
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r			r				+	1				r	
<i>Latyrus pratensis</i>	+	+			+								+	+	r				+
<i>Cynoglossum officinale</i>			+					+	r	r		r					r	+	+
<i>Verbascum nigrum</i>								+	+		+	r			+		r	+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	+			+		r		+			+		+	+	+				
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+	+			+	r					r		+	+	+				
<i>Echium vulgare</i>										r		+					+	1	r
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+								+					
<i>Euphorbia waldsteinii</i>		+			r	r		+					+				r		
<i>Rhinantus minor</i>	+	+			+	1							+	1					
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1					
<i>Plantago major</i>				+	r	+							+						
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+													+	+
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r													r
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r						
<i>Ranunculus acris</i>		+		+		r							+	+					
<i>Clinopodium vulgare</i>								+		r	+	r			r				

Таблица П 2 (Окончание)

Виды	Номер описания																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Пассивная часть																			
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+		1	1	+	+	+	+			r	+				+	r	
<i>Geum urbanum</i>		+		r	r	r			r	r	r		+	+	r				r
<i>Poa fngustifolia</i>			1		2		1			r	+	+		+		+	2	1	
<i>Elytrigia repens</i>		+	+	+			2	+	+				+				+	+	r
<i>Convolvulus arvensis</i>		+	+	r	r	+				+			+			+	r	r	
<i>Trifolium repens</i>	r		r		+	1	+		+					r				r	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+						+	1	r		+			1		+	+		+
<i>Picris hieracioides</i>	r	+			+	+	+				+			+	+		r		
<i>Cirsium setosum</i>	r	+		r				r			r		r		+				
<i>Carum carvi</i>	r	+		1				+			+			+					
<i>Trifolium medium</i>	r		r		+						+			r					+
<i>Oberna behen</i>	r				+	r		r			+								
<i>Calamagrostis epigeios</i>		r	r								3				4				+
<i>Barbarea arcuata</i>				+		r								+	+				
<i>Rumex acetosa</i>		+			+	r								+					
<i>Hypericum perforatum</i>		+			+	+							+						
<i>Lappula squarrosa</i>									+								r	r	+
<i>Chenopodium album</i>													+			r		r	r
<i>Betonica officinalis</i>	r	+			r									+					
<i>Rumex acetosa</i>	+				+									+	r				
<i>Veronica teucrium</i>	r													+	+				
<i>Myosotis arvensis</i>	r					r								+				r	
<i>Primula macrocalyx</i>		+									1		r	r					
<i>Tussilago farfara</i>											r	r	+						

В нижней части табл. П 2 показаны виды, которые уходят в пассивную часть таблицы вместе с видами высокой и низкой встречаемости, где мы не проводили поиска дифференцирующих видов.

В табл. П 3 показаны результаты переупорядочения строк в активной таблице, и потому характер распределения видов, выбранных в качестве дифференцирующих фитоценоны, более нагляден. Результаты объединения видов в пассивную таблицу мы не приводим, так как они вполне очевидны: она включила виды высокого и низкого постоянства и часть видов среднего постоянства из табл. П 2.

Следует помнить, что активную и пассивную таблицы необходимо сопроводить соответствующей «шапкой» с нумерацией описаний. Иначе при переупорядочении столбцов на следующем этапе нет гарантии, что будет восстановлена целостность описаний и каждой колонке активной таблицы будет соответствовать своя колонка пассивной таблицы.

Выделение фитоценонов (переупорядочение столбцов)

Итак, в результате предыдущего этапа получены две таблицы: сравнительно небольшая активная таблица диагностических (дифференцирующих) видов и большая пассивная таблица, в которую входят ос-

Таблица П 3

Активная таблица после упорядочения строк и определения
фитоценонов по спектру диагностических видов

Виды	Номер описания																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Группа А																			
<i>Phleum pratense</i>	+	1	r	2	+	+							+	2					
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		2	+	1	+						1	+					
<i>Trifolium pratense</i>	+	1	r	1	1			r					1	1					
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+		+	+	+		r					+	r		r			
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+		+	+	+							1	1					
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+		r	+	+		1					+						
<i>Rhinanthus minor</i>	+	+			+	1							+	1					
<i>Trifolium hybridum</i>		+		+	+	+							+	1					
<i>Plantago lanceolata</i>	r			+	+	+	+						+	+				r	+
<i>Plantago major</i>	+			+	r	+		1					+						
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r			+								+	+					
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r		r		r								r					
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+		2		+							r						
<i>Ranunculus acris</i>		+		+		r							+	+					
<i>Poa pratensis</i>	+			2		+		2	+				+	1					+
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+		+		1	+		+				1	1					
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+	+			+	r							+	+					
<i>Stellaria graminea</i>		r		+		r		r					+	1				r	
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+				+							+	+	r				+
Группа В																			
<i>Festuca pratensis</i>	2	2	1	2	1	2		3	+		+		2	2		r			
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	2	1	1	2		+			2	2					
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	1	+	+	+	+					+	+	+				
<i>Veronica chamaedrys</i>		+			+	+		+	+		+	r	+	+					
<i>Linaria vulgaris</i>	r		1	r	r	r	1	+			+		+						
<i>Plantago media</i>		r	r		1	+	+	+	2		+		+			2			+
<i>Glechoma hederacea</i>				+		r	+				+		+	+					
Группа С																			
<i>Cynoglossum officinale</i>			+				+	r	r		r						r		+
<i>Origanum vulgare</i>			+				+	+		+	+				+	+		r	+
<i>Agrimonia eupatoria</i>			r				+	+	r	+	+	2	+		+	+	r	+	+
<i>Artemisia absinthium</i>			+				+	+	r	+	1	r			+	2	+		r
<i>Berteroa incana</i>								+	+	+	+	+			+	+	1	+	
<i>Carduus acanthoides</i>								+	+	1	r	+		+	r	+	+	r	+
<i>Verbascum nigrum</i>							+	+		+	r				+		r		+
<i>Clinopodium vulgare</i>							+			r	+	r			r				
Группа D																			
<i>Salvia verticillata</i>										+		2			1	3	+	1	r
<i>Echium vulgare</i>										r		+				+	1	r	+
Диагностический спектр фитоценона	A B	A B	B C	A B	A B	A B	B C	B C	A B C	C D	B C	C D	A B	A B	C D	C D	C D	C D	C D

тальные виды, распределенные по обрабатываемым описаниям более или менее равномерно или случайно.

Задачей этого этапа является группирование описаний (столбцов) по сходству флористического состава в безранговые типы, которые называются фитоценонами. При этом, поскольку виды большой таблицы распределены более или менее равномерно, то для группирования достаточно обеспечить однородность групп описаний по спектру диагностических видов, объединенных в блоки, обозначенные буквами А, В, С, D. Нетрудно видеть, что по спектру диагностических блоков все описания сгруппировались в четыре фитоценона:

AB – 1, 2, 4, 5, 6, 13, 14;
BC – 3, 7, 8, 11;
CD – 10, 12, 15, 16, 17, 18, 19;
ABC – 9.

Поскольку фитоценон со спектром ABC представлен всего одним описанием, его следует исключить из обработки как «фитосоциологическую смесь». Наш пример – учебный, и потому выбраковка ограничена одним описанием. В практической работе она проводится несравненно чаще.

В целом, чем больше описаний в таблице, тем жестче они выбраковываются, а чем жестче проведена выбраковка, тем лучше классификация. Х. Элленберг предлагал выбраковывать до 60% описаний. Практика работы показывает, что обычно выбраковывается 20–30% описаний, и этого вполне достаточно, чтобы «разомкнуть» континуум растительности на более или менее дискретные типы (фитоценоны).

Теперь, когда решен вопрос о количестве фитоценонов и тех описаний, которые к ним относятся, следует вновь перекомпоновать таблицу, но уже не по строкам, а по столбцам, и разместить рядом описания, представляющие один и тот же фитоценон.

Поскольку у нас имеются две таблицы – активная и пассивная, то вначале переупорядочиваются столбцы активной таблицы (табл. П 4), а затем в том же порядке располагаются описания во второй (табл. П 5). Теперь можно соединить обе таблицы в одну. Поскольку студенту не сложно представить операцию объединения таблиц, мы ее не иллюстрируем. Виды, встреченные в одном-двух описаниях, не включаются в таблицу, а даются дополнительным списком.

В данном случае достаточно просто разделить описания на три группы, однако при большем числе групп видов и их объеме, а главное – при разном количестве видов в группах этот этап обработки видов выполнить сложнее. Чтобы разделить фитоценоны, можно руководствоваться следующими рекомендациями:

1. Проводить «взвешивание» диагностической роли видов разных групп. Если в одной группе шесть видов, а в другой – три, то вид второй группы по своей диагностической значимости (числу голосов) будет равен двум видам первой группы. «Взвешивание» применялось при определении положения описания 15: в нем представлено по одному

виду из блоков А, В, D, но поскольку блок D самый маленький, вес его вида несравненно выше, и единичная представленность видов из блоков В и А была проигнорирована.

Таблица П 4

Активная часть таблицы после упорядочения столбцов

Фитоценоз	I (AB)							II (BC)				III (CD)								Постоянство		
Номер описания	1	2	4	5	6	13	14	1	17	8	3	10	12	15	16	17	18	19	I	II	III	
Виды:																						
<i>Phleum pratense</i>	+	1	2	+	+	+	2				r								V ⁺²	1		
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	2	+	1	1	+	1	+										V ⁺²	2		
<i>Trifolium pratense</i>	+	1	+	1	1	1	1				r				r				V	1	I	
<i>Alchemilla vulgaris</i>	r	+	+	+	+	+	r												V			
<i>Leucanthemum vulgare</i>	r	+	+	+	+	1	1												V			
<i>Leontodon autumnalis</i>	r	+	r	+	+	+													V			
<i>Rhinanthus minor</i>	+	+		+	1	+	1												V			
<i>Trifolium hybridum</i>		+	+	+	+	+	1												V			
<i>Plantago lanceolata</i>	r		+	+	+	+	+		+								r	+	V	1	II	
<i>Plantago major</i>	+		+	r	+	+													IV			
<i>Dianthus deltoides</i>	r	r		+		+	+												IV			
<i>Filipendula ulmaria</i>	r	r	r		r		r												IV			
<i>Deschampsia cespitosa</i>	r	+	2		+	r													IV			
<i>Ranunculus acris</i>		+	+		r	+	+												IV			
<i>Poa pratensis</i>	+		2		+	+	1		2										IV	1	I	
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+	+		1	1	1		+										V	1		
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+	+		+	r	+	+	r											V	1		
<i>Stellaria graminea</i>		r	+		r	+	1										r		IV	1	I	
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+		+		+	+							r			+		IV		II	
<i>Festuca pratensis</i>	2	2	2	1	2	2	2	+	3	1					r				V ¹⁻²	3	I	
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	1	2	1	2	2	+		2									V ⁺²	3		
<i>Vicia cracca</i>	+	+	1	+	+	+	+		+	+	+			+					V	3	I	
<i>Veronica chamaedrys</i>		+		+	+	+	+	+	+		r								IV	2	I	
<i>Linaria vulgaris</i>	r		r	r	r	+		+	1	+	1								IV	4		
<i>Plantago media</i>		r		1	+		+	+	+	+	r					2		+	III	4	II ⁺²	
<i>Glechoma hederacea</i>	+				r	+	+	+	+										IV	2		
<i>Cynoglossum officinale</i>								r	+	r	+					r		+		4	II	
<i>Origanum vulgare</i>								+	+	+	+		+	+	+		r	+		4	IV	
<i>Agrimonia eupatoria</i>						+		+	+	+	r	+	2	+	+	r	+	+	I	4	V ^{r-2}	
<i>Artemisia absinthium</i>								1	+	+	+	+	r	+	2	+		r		4	V ^{r-2}	
<i>Berteroa incana</i>								+		+		+	+	+	+	1	+			2	V	
<i>Carduus acanthoides</i>							+	r		+		1	+	r	+	+	r	+	I	2	V	
<i>Verbascum nigrum</i>								r	+	+		+		+		r	+			3	III	
<i>Clinopodium vulgare</i>								+	+			r	r	r						2	III	
<i>Salvia verticillata</i>												+	2	1	3	+	r	r			V ^{r-3}	
<i>Echium vulgare</i>												r	+		+	1	r	+			V	

Таблица П 5

Пассивная часть таблицы после упорядочения строк и столбцов

Фитоценоз	I (AB)						II (BC)				III (CD)								Постоянство		
Номер описания	1	2	4	5	6	13	14	1	17	8	3	10	12	15	16	17	18	19	I	II	III
Виды:																					
<i>Lotus corniculatus</i>	+	1	2	3	+	+	+	+	1	3	3	+	+	2	+	3	r	+	V ⁺³	4 ⁺³	V ^{r-3}
<i>Fragaria viridis</i>		r	r	+		+	1	+	1	2	4	2	3	3	2	2	2	3	IV	4 ⁺⁴	V ²⁻³
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	2	+	1	1	1	+	+	1	r			+		+	+	+	V ⁺²	4	III
<i>Cichorium intybus</i>	r	+	+	+	+	+	+			+	+		r	+	r	+	r	r	V	2	V
<i>Galium mollugo</i>	+		+	+		1	1	+	+	+	r	+	r	+	r	+	r		IV	4	V
<i>Potentilla impolita</i>	r			+	r	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	IV	3	IV
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	1	1	+		+		+	+			r			+	r		V	2	III
<i>Geum urbanum</i>		+	r	r	r	+	+	r				r			r		r	r	V	1	III
<i>Poa angustifolia</i>				2			+	+	1		1	r	+		+	2	1		II ⁺²	3	IV ^{r-2}
<i>Elytrigia repens</i>		+	+			+			2	+	+					+	+	r	III	3	III
<i>Convolvulus arvensis</i>		+	r	r	+	+				+	+			+	r	r			IV	1	III
<i>Trifolium repens</i>	r			+	1		r	+		r						r	+		III	2	II
<i>Inula britannica</i>				+						r	+		r	+	r		+	r	I ⁺	2	IV
<i>Pimpinella saxifrage</i>	+					1	+	+	1					+	+		+		II	3	II
<i>Picris hieracioides</i>	r	+		+	+		+	+	+				+		r				IV	2	II
<i>Cirsium setosum</i>	r	+	r			r		r	r				+						III	2	I
<i>Carum carvi</i>	r	+	1				+	+	+										III	2	
<i>Trifolium medium</i>	r			+			+	r		r							+		III	2	I
<i>Oberna behen</i>	r			+	r			+	r										III	2	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	r						3		r				4				+		I	2	II
<i>Barbarea arcuata</i>			+		r	+	+												III		
<i>Trifolium montanum</i>	r			+			r												III		
<i>Rumex acetosa</i>		+		+	r		+												III		
<i>Agrostis gigantea</i>					1	+	1												III		
<i>Bromopsis inermis</i>			+				+											+	II		I
<i>Centaurea jacea</i>	+	+	r																III		
<i>Euphorbia waldsteinii</i>		+		r	r	+			+							r			III	1	I
<i>Lappula squarrosa</i>															r	r	+				III
<i>Chenopodium album</i>													+	r		r	r				III
<i>Viola tricolor</i>	+			+		+													III		
<i>Lactuca tatarica</i>								+				+	r							1	II
<i>Tussilago farfara</i>				+		+	r						r						II	1	I
<i>Hypericum perforatum</i>		+		+	+	+													III		
<i>Betonica officinalis</i>	r	+		r		+													III		
<i>Myosotis arvensis</i>	r				r	+													III		
<i>Primula macrocalyx</i>		+			r	r	1												III	1	
<i>Veronica teucrium</i>	r					+	+	+											III	1	
<i>Rumex acetosella</i>	+			+		+	r												III		
<i>Medicago lupulina</i>													r			+	r				III
<i>Consolida regalis</i>												+	r		+						III
<i>Carex contigua</i>		+				+	+												III		
<i>Acinos arvensis</i>									r								r	+		1	II

Таблица II 5 (Окончание)

Фитоценон	I (AB)						II (BC)				III (CD)								Постоянство		
Номер описания	1	2	4	5	6	13	14	1	17	8	3	10	12	15	16	17	18	19	I	II	III
Виды:																					
<i>Arenaria serpyllifolia</i>																г					II
<i>Geranium pratense</i>		+	+				+												III		
<i>Potentilla intermedia</i>		г			г	l													III		
<i>Erigeron acris</i>						г						г						+	I		II
<i>Carex praecox</i>			+											+			3		I		II
<i>Silene noctiflora</i>									г						г		г			l	II
<i>Knautia arvensis</i>					+	+	+												III		
<i>Pastinaca sylvestris</i>			г									+		+					I		II
<i>Rumex confertus</i>		+			+		г												III		

2. При достаточно большом объеме таблицы следует ориентироваться на выявление наиболее типичных сочетаний групп и выбраковывать те описания, где случаи сочетания групп малочисленны. Если таблица содержит 50–60 описаний, можно выбраковывать те из них, которые представляют сочетания групп, повторившиеся реже четырех-пяти раз.

3. Выбраковывать описания, где ни одна из дифференцирующих групп видов не представлена хотя бы половиной своего списка видов.

Две последние рекомендации следует применять с большой осторожностью. Поскольку виды в дифференцирующих группах неравнозначны, то иногда, если группа представлена одним видом, но это доминант с четкой экологией, описание не выбраковывается даже при отсутствии остальных видов этой группы.

Если с повышением обилия видов происходит изменение флористического состава (изменение соотношения групп дифференцирующих видов), то такие виды оказываются хорошими дополнительными признаками в спорных ситуациях, особенно при выбраковке описаний. Поэтому иногда целесообразно поместить их в верхнюю часть активной таблицы, и студенту будет легче представить себе физиономию классифицируемых фитоценозов. Следует стремиться к тому, чтобы фитоценоны были физиономически однородными (т.е. чтобы в них был однородный состав доминантов, хотя количественное соотношение между обильными видами может варьировать).

Составление парциальных синтетических таблиц

Полученная таблица фитоценонов может быть названа парциальной, поскольку представляет лишь часть обрабатываемой совокупности описаний, и в дальнейшем предстоит соединить ее с другими аналогичными таблицами для данной совокупности. Эти таблицы, как уже отмечалось, могут быть «последовательными» и объединять экологически различные части обрабатываемой совокупности описаний, либо

быть «параллельными» географическими вариантами со сходным эколого-фитоценоотическим диапазоном.

Для объединения парциальных таблиц необходимо «свернуть информацию», дав обобщенную характеристику каждому фитоценону. Для этого нужно рассчитать постоянство видов в выделенных группах описаний (фитоценонах) в процентах, затем заменить абсолютные оценки постоянства баллами, отражающими классы постоянства:

- I – меньше 20%,
- II – от 21 до 40%,
- III – от 41 до 60%,
- IV – от 61 до 80%,
- V – от 81 до 100%.

Кроме того, для всех видов, покрытие (обилие) которых выше 1 балла, нужно определить наиболее вероятные колебания обилия (можно использовать непараметрические статистические показатели – квартили, но поскольку подход Браун-Бланке качественный, это обычно делается визуально). Обилие указывают как показатель степени в математике. Например, запись V^{3-5} означает, что вид встречен с постоянством выше 80% и был доминантом с обилием 3–5 баллов. Для видов с постоянством I–II классов и для всех видов при обилии 1 или «+» оно не указывается. Таким образом, практически обилие дается только для доминантов. В тех случаях, когда число описаний в фитоценоне менее пяти, принято указывать не класс постоянства, а арабскими цифрами число описаний, в которых встречен вид. В нашем примере таким образом охарактеризован второй фитоценон (BC) с числом описаний 4. «Свертка информации» показана в правой стороне табл. II 4 и II 5.

Таблицы обобщенной характеристики фитоценонов называют *синтетическими* или *синоптическими*. Перекомпоновав строки таблицы и поместив вначале виды со сквозным распределением, а затем тяготеющие к первому, первому и второму, второму, второму и третьему, третьему фитоценонам, получаем окончательный вариант парциальной синтетической таблицы (табл. II 6). Об этом тяготении (или отталкивании) свидетельствует различие их постоянства, причем значимой принято считать разницу в два балла (V и III, IV и II и т.д.). Порядок видов в ней несколько отличается от их расположения в таблице, которая была получена после объединения «активной» и «пассивной» частей; в «пассивной» части таблицы появились виды, которые совершенно очевидно тяготеют к одному или двум фитоценонам. Виды, встречающиеся с постоянством не выше II класса, обычно помещаются в нижнюю часть таблицы как не имеющие диагностического значения. Виды, которые не встретились ни в одном фитоценоне с постоянством выше I класса, обычно указываются списком под таблицей с указанием столбца, в котором они встречены (в нашем примере они опущены).

Таблица II 6

Парциальная синтетическая таблица

Виды	Постоянство в фитоценозах		
	I	II	III
<i>Lotus corniculatus</i>	V ⁺³	4	V ⁺³
<i>Fragaria viridis</i>	IV	4	V ²⁻³
<i>Galium mollugo</i>	IV	4	V
<i>Potentilla impolita</i>	IV	3	IV
<i>Elytrigia repens</i>	III	3	III
<i>Trifolium repens</i>	III	2	II
<i>Cichorium inthybus</i>	V	2	V
<i>Convolvulus arvensis</i>	IV	1	III
<i>Phleum pratense</i>	V ⁺²	1	
<i>Dactylis glomerata</i>	V ⁺²	2	
<i>Trifolium pratense</i>	V	1	I
<i>Alchemilla vulgaris</i>	V		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	V		
<i>Leontodon autumnalis</i>	V		
<i>Rhinanthus minor</i>	V		
<i>Trifolium hybridum</i>	V		
<i>Plantago lanceolata</i>	V	1	II
<i>Plantago major</i>	IV		
<i>Dianthus deltoides</i>	IV		
<i>Filipendula ulmaria</i>	IV		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	IV		
<i>Ranunculus acris</i>	IV		
<i>Poa pratensis</i>	IV ⁺²	1	II
<i>Prunella vulgaris</i>	V	1	
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	V	1	
<i>Stellaria graminea</i>	IV	1	I
<i>Lathyrus pratensis</i>	IV		II
<i>Taraxacum officinale</i>	V	2	III
<i>Geum urbanum</i>	V	1	III
<i>Picris hieracioides</i>	IV	2	II
<i>Carex contigua</i>	III		
<i>Barbarea arcuata</i>	III		
<i>Trifolium montanum</i>	III		
<i>Rumex acetosa</i>	III		
<i>Agrostis gigantea</i>	III		
<i>Centaurea jacea</i>	III		
<i>Euphorbia waldsteinii</i>	III	1	I
<i>Viola tricolor</i>	III		
<i>Hypericum perforatum</i>	III		
<i>Betonica officinalis</i>	III		
<i>Myosotis arvensis</i>	III		I
<i>Primula macrocalyx</i>	III	1	
<i>Veronica teucrium</i>	III	1	
<i>Rumex acetosella</i>	III		
<i>Geranium pratense</i>	III		
<i>Potentilla intermedia</i>	III		
<i>Knautia arvensis</i>	III		
<i>Rumex confertus</i>	III		

Таблица II 6 (Окончание)

Виды	Постоянство в фитоценозах		
	I	II	III
<i>Festuca pratensis</i>	V ¹⁻²	3	I
<i>Agrostis tenuis</i>	V ¹⁻²	3	
<i>Vicia cracca</i>	V	3	
<i>Veronica chamaedrys</i>	IV	2	
<i>Linaria vulgaris</i>	IV	4	
<i>Plantago media</i>	III	4	II
<i>Glechoma hederacea</i>	IV	2	
<i>Achillea millefolium</i>	V ⁺²	4	III
<i>Cirsium setosum</i>	III	2	I
<i>Carum carvi</i>	III	2	
<i>Trifolium medium</i>	III	2	1
<i>Oberna behen</i>	III	2	
<i>Cynoglossum officinale</i>		4	II
<i>Origanum vulgare</i>		4	IV
<i>Agrimonia eupatoria</i>	I	4	V ^{r-2}
<i>Artemisia absinthium</i>		4	V ^{r-2}
<i>Berteroia incana</i>		2	V
<i>Carduus acanthoides</i>	I	2	V
<i>Verbascum nigrum</i>		3	III
<i>Clinopodium vulgare</i>		2	III
<i>Poa angustifolia</i>	II	3	IV
<i>Inula britannica</i>	I	2	IV
<i>Pimpinella saxifraga</i>	II	3	III
<i>Salvia verticillata</i>			V ^{r-3}
<i>Echium vulgare</i>			V
<i>Lappula squarrosa</i>			III
<i>Chenopodium album</i>			III
<i>Medicago lupulina</i>			III
<i>Consolida regalis</i>			III
<i>Calamagrostis epigeios</i>	I	2	II ⁺⁴
<i>Tussilago farfara</i>	II	1	I
<i>Bromopsis inermis</i>	II		I
<i>Erigeron acris</i>	I		II
<i>Carex praecox</i>	I		II ⁺³
<i>Pastinaca sylvestris</i>	I		II
<i>Lactuca tatarica</i>		1	II
<i>Acinos arvensis</i>		1	II
<i>Silene noctiflora</i>		1	II
<i>Arenaria serpyllifolia</i>			II

Составление итоговой синоптической таблицы и синтаксономический анализ

После «свертки информации» громоздкие фитоценологические таблицы заменены компактными синтетическими таблицами. Теперь все парциальные таблицы нужно объединить (разумеется, при наличии сходства между ними, так как было бы неразумно соединять, например, в одну таблицу описания водных и степных фитоценозов). Обычно составляют таблицу для разнообразия фитоценозов ранга порядок – класс, причем прак-

тически вновь повторяется процедура переупорядочивания строк и столбцов, но уже на уровне фитоценозов. Отличие в том, что у исследователя уже накоплена большая информация о видах и фитоценозах, и потому нет необходимости полностью следовать всем описанным этапам процедуры. Обычно столбцы удастся сразу ординировать вдоль комплексных градиентов и при обработке таблицы приходится менять местами лишь отдельные фитоценозы. Выделенные при упорядочивании парциальных таблиц группы видов при построении итоговых таблиц часто распадаются.

Важный элемент составления итоговой таблицы – объединение сходных фитоценозов из «последовательных» или «параллельных» парциальных таблиц. Полностью тождественных фитоценозов быть не может, поскольку всегда имеют место различия в постоянстве или обилии (покрытии) отдельных видов. Фитоценолог должен решить, целесообразно ли сохранить в классификации два похожих фитоценоза (их различия потом можно отразить самыми низкими рангами) или их нужно объединить, соответственно пересчитав постоянство видов и откорректировав значения обилия у массовых видов.

В этой ситуации вновь приходится полагаться на интуицию: если различия можно интерпретировать экологически и предположить, что изменения состава и структуры фитоценозов обусловлены различиями в увлажнении, засолении почв, pH и т.д., то объединять фитоценозы не следует. Если же причины различий состава фитоценозов сходных фитоценозов исследователю не ясны, столбцы лучше объединить в один фитоценоз. При сомнениях в целесообразности объединения, лучше объединить два фитоценоза в один, так как одно из достоинств классификации заключается в ее компактности.

Итоговая синоптическая таблица – материал для синтаксономического анализа, так как теперь, когда фитоценозы выделены и по таблице можно проследить степень их сходства или несходства, остается лишь определить синтаксономические ранги для отдельных фитоценозов и их групп.

Синтаксономический анализ является наиболее сложным этапом классификации, для его выполнения требуется знание литературы о соответствующем типе растительности и одновременно – умение использовать эти знания творчески.

Установление синтаксономического положения фитоценозов выполняется по-разному. При работе с хорошо изученными сообществами дедуктивно можно определить все единицы, вплоть до субассоциации и вариантов. Если же растительность оказывается вне сферы даже системы высших единиц, то синтаксономический анализ проводится индуктивно: заново устанавливаются все единицы.

В нашем примере синтаксономический анализ должен быть индуктивно-дедуктивным, так как изученная совокупность достаточно хорошо соответствует уже установленным высшим единицам, но вследствие своеобразия района предстоит выделить новые ассоциации и внутриассоциационные единицы.

Важнейшим этапом синтаксономического анализа является установление числа ассоциаций. Их объем в настоящее время регулируется

опытом, так как требование обязательного наличия хотя бы одного характерного вида отсутствует в «Кодексе».

В данном случае три фитоценона соответствуют двум ассоциациям, причем, этот вывод достаточно бесспорен для крайних фитоценонов, которые отличаются большим числом диагностических видов и хорошо интерпретируются экологически: первый связан с лучше увлажненными почвами, второй – с почвами, которые периодически пересыхают, что отражается усилением группы сухолюбивых видов. Третий фитоценон можно рассматривать как субассоциацию ассоциации нормально увлажненных почв.

Важным моментом является выбор названия синтаксона, оно по возможности должно отражать и физиономию, и экологию фитоценоза (хотя нередко название может быть просто «этикеткой», не раскрывающей его содержания).

Вид *Lotus corniculatus* весьма редок для лугов Башкортостана, и потому его с полным основанием можно использовать в названии обеих ассоциаций. Первая ассоциация имеет большую группу дифференцирующих видов, однако, большинство их по данным литературы должно рассматриваться как виды союза *Cynosurion*. «Кодекс» не запрещает повторное использование видов высших единиц для установления ассоциаций и субассоциаций или вариантов. Второй вид следует выбрать из числа тех, что с достаточно высоким постоянством представлены в двух первых столбцах. Этому условию соответствует *Agrostis tenuis*, который связан с лугами лесной зоны и хорошо показывает приуроченность ассоциации к серым лесным почвам. Таким образом, первую ассоциацию назовем *Loto corniculati–Agrostietum tenuis*.

Внутри нее четко выделяются две субассоциации, при наименовании которых также используем виды, отражающие экологические особенности и различия этих субассоциаций – *Alchemilla vulgaris* и *Origanum vulgare*. Второй вид подчеркивает более ксерофитный характер фитоценозов, первый, напротив, – периоды нормального увлажнения почвы. Таким образом, две субассоциации будут названы соответственно: *L. c.–A. t. alchemilletosum vulgaris* и *L. c.–A. t. origanetosum vulgare*. Название второй ассоциации целесообразно дать по *Lotus corniculatus* и по степному виду *Salvia verticillata*, что подчеркнет особенности ее экологии и связь с почвами, сильно пересыхающими в летний период. Таким образом, вторая ассоциация получит название *Loto corniculati–Salvietum verticillatae*.

Однако объем диагностических комбинаций установленных ассоциаций можно сократить, так как в их состав попали виды высших единиц, сведения о которых мы почерпнули из опубликованных данных. Так, в составе первой ассоциации много видов союза *Cynosurion*, объединяющего низкотравные сообщества пастбищ при нормальном увлажнении. Кроме того, в составе этой и особенно второй ассоциации есть виды следующих высших единиц остепненных лугов: союза *Trifolion montani* и порядка *Galietales veri*, класса *Trifolio-Geranietea sanguinei*, объединяющего фитоценозы теплых опушек; класса

Artemisieta vulgaris и порядка *Onopordetalia acanthii*, объединяющего нарушенные фитоценозы сухих местообитаний, сформированные многолетниками; класса *Stelalarietea mediae* (также фитоценозы нарушенных местообитаний, но сформированные однолетниками). Кроме того, в составе диагностической комбинации субассоциации *L. c.–A. t. alchemilletosum vulgaris* есть виды такого порядка, как *Molinietalia* (влажные луга).

Теперь составим синтаксономическую таблицу, объединив разные диагностические блоки высших единиц воедино и оставив часть их в составе диагностических комбинаций ассоциаций и субассоциаций, но отметив их соответствующей аббревиатурой. При этом в составе диагностических комбинаций ассоциаций и субассоциаций сохраним лишь наиболее важные виды, которые подчеркивают физиономию и экологию сообществ, или виды единиц с малочисленными комбинациями, которые нет смысла выделять в группу (виды *Molinietalia* в составе диагностических видов субассоциации *L. c.–A. t. alchemilletosum vulgaris*).

Каково же синтаксономическое положение выделенных ассоциаций? Их принадлежность к классу *Molinio-Arrhenatheretea* сомнений не вызывает. Сложнее обстоит дело с определением порядков, так как виды *Galieta verii* встречаются в обеих ассоциациях. Но поскольку в первой ассоциации массово представлены виды союза *Cynosurion*, представляющего порядок *Arrhenatheretalia*, мы отнесем ее к этому союзу и порядку.

Вторая ассоциация представляет порядок *Galieta verii* и союз *Trifolion montani*, хотя состав диагностической комбинации несколько обеднен, так как ассоциация расположена на стыке с классом *Trifolio-Geranietea sanguinei* (сообщества ксеротермных опушек). Существенно и участие видов порядка *Onopordetalia acanthii* (рудеральных сообществ сухих местообитаний), что связано с механическими нарушениями почвы при выпасе в сырую погоду.

В более влажной первой ассоциации *Loto corniculati–Agrostietum tenuis* аналогично объясняется появление видов класса *Stellarietea mediae*.

Список иерархически упорядоченных синтаксонов называется *продромусом*. Для обработанной нами выборки описаний продромус будет иметь следующий вид:

Класс *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937

Порядок *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928

Союз *Cynosurion* Tx. 1947

Ассоциация *Loto corniculati–Agrostietum tenuis* ass. nov. prov.

Субассоциация *L. c.–A. t. origanetosum vulgare* subass. nov. prov.

Субассоциация *L. c.–A. t. alchemilletosum vulgaris* subass. nov. prov.

Порядок *Galieta verii* Mirkin et Naumova 1986

Союз *Trifolion montani* Naumova 1986

Ассоциация *Loto corniculati–Salvietum verticillatae* ass. nov. prov. *

* Обозначение «ass. nov. prov.» показывает, что это название предварительное.

Табл. П 7 – один из вариантов обзорных синоптических таблиц, которые могут включать очень высокое разнообразие фитоценозов – от союза до класса (а иногда и несколько близких классов). Тем не менее, основным документом, позволяющим установить ассоциацию, является таблица описаний, которую мы приводим для второй ассоциации (табл. П 8). В такой таблице принят следующий порядок видов:

1. Диагностические виды ассоциации.
2. Диагностические виды субассоциаций и вариантов.
3. Диагностические виды «своего» союза.
4. Диагностические виды других союзов «своего» порядка.
5. Диагностические виды «своего» порядка.
6. Диагностические виды прочих порядков «своего» класса.
7. Диагностические виды «своего» класса.
8. Прочие виды с разбивкой по диагностическим блокам других высших единиц или приведенные единым блоком. Приуроченность к синтаксонам, как отмечалось, может обозначаться соответствующими сокращениями.

Таблица П 7

Синоптическая таблица выделенных ассоциаций

Виды	<i>Loto corniculati–Agrostietum tenuis</i>		<i>Loto corniculati– Salvietum verticillatae</i>
	<i>L. c.–A. t. alchemilletosum vulgare</i>	<i>L. c.–A. t. origanetosum vulgare</i>	
Д. в. ассоциации <i>Loto corniculati–Agrostietum tenuis</i>			
<i>Lotus corniculatus</i>	V ⁺³	4	V ¹⁻³
<i>Festuca pratensis</i> C.	V ¹⁻²	3	I
<i>Agrostis tenuis</i>	V ¹⁻²	3	
<i>Linaria vulgaris</i>	IV	4	
<i>Veronica chamaedrys</i>	IV	2	
<i>Glechoma hederacea</i>	IV	2	
Д. в. субассоциации <i>L. c.–A. t. alchemilletosum vulgare</i>			
<i>Alchemilla vulgaris</i>	V		
<i>Trifolium hybridum</i>	V		
<i>Rhinanthus minor</i>	V		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	V		
<i>Ranunculus acris</i>	IV		
<i>Dianthus deltoides</i>	IV		
<i>Deschampsia cespitosa</i> Mol.	IV		
<i>Filipendula ulmaria</i> Mol.	IV		
<i>Ranunculus polyanthemus</i> T. m.	V	1	
<i>Myosotis arvensis</i>	III		I
<i>Veronica teucrium</i>	III	1	
<i>Rumex acetosella</i>	III		
<i>Carex contigua</i>	III		
<i>Geranium pratense</i>	III		
<i>Potentilla intermedia</i>	III		
<i>Knautia arvensis</i>	III		
<i>Rumex confertus</i>	III		

Таблица II 7 (Продолжение)

Виды	<i>Loto corniculati–Agrostietum tenuis</i>		<i>Loto corniculati– Salvietum verticillatae</i>
	<i>L. c.–A. t. alchemilletosum vulgare</i>	<i>L. c.–A. t. origanetosum vulgare</i>	
Д. в. субассоциации <i>L. c.–A. t. origanetosum vulgare</i>			
<i>Origanum vulgare</i> T. G.		4	IV
<i>Agrimonia eupatoria</i>	I	4	V ^{r-2}
Д. в. союза <i>Cynosurion</i>			
<i>Achillea millefolium</i>	V ⁺²	4	III
<i>Taraxacum officinale</i>	V	2	III
<i>Trifolium repens</i>	III	2	II
<i>Plantago lanceolata</i>	V	1	II
<i>Dactylis glomerata</i>	V ⁺²	2	
<i>Phleum pratense</i>	V ⁺²	1	
<i>Poa pratensis</i>	IV ⁺²	1	I
<i>Prunella vulgaris</i>	V	1	
<i>Leontodon autumnalis</i>	V		
<i>Carum carvi</i>	III		
<i>Plantago major</i>	IV		
<i>Barbarea arcuata</i>	III		
<i>Plantago media</i>	III	4	II
Д. в. ассоциации <i>Loto corniculati–Salvietum verticillatae</i>			
<i>Salvia verticillata</i>			V ^{r-3}
<i>Echium vulgare</i> On.			V
<i>Medicago lupulina</i>			III
<i>Consolida regalis</i>			III
Д. в. союза <i>Trifolion montani</i> и порядка <i>Galietales veri</i>			
<i>Fragaria viridis</i>	IV	4	V ²⁻³
<i>Potentilla impolita</i>	IV	3	IV
<i>Trifolium montanum</i>	III		
<i>Poa angustifolia</i>	II	3	IV
<i>Pimpinella saxifraga</i>	II	3	III
Д. в. порядка <i>Arrhenatheretalia</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>			
<i>Vicia cracca</i>	V	3	
<i>Trifolium pratense</i>	V	1	I
<i>Elytrigia repens</i>	III	3	III
<i>Lathyrus pratensis</i>	IV		II
<i>Stellaria graminea</i>	IV	1	I
<i>Rumex acetosa</i>	III		
<i>Agrostis gigantea</i>	III		
<i>Bromopsis inermis</i>	II		I
<i>Centaurea jacea</i>	III		
<i>Galium mollugo</i>	IV	4	V
Д. в. класса <i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i>			
<i>Trifolium medium</i>	III	2	I
<i>Hypericum perforatum</i>	III		
<i>Betonica officinalis</i>	III		
<i>Primula macrocalyx</i>	III	1	

Таблица II 7 (Окончание)

Виды	<i>Loto corniculati</i> – <i>Agrostietum tenuis</i>		<i>Loto corniculati</i> – <i>Salvietum verticillatae</i>
	<i>L. c.</i> – <i>A. t. alchemilletosum vulgaris</i>	<i>L. c.</i> – <i>A. t. origanetosum vulgare</i>	
Д. в. порядка <i>Onopordetalia acanthii</i> и класса <i>Artemisietea vulgaris</i>			
<i>Cichorium inthybus</i>	V	2	V
<i>Picris hieracioides</i>	IV	2	II
<i>Carduus acanthoides</i>	I	2	V
<i>Artemisia absinthium</i>		4	V ^{1–2}
<i>Berteroa incana</i>		2	V
<i>Cynoglossum officinale</i>		4	II
<i>Verbascum nigrum</i>		3	III
Д. в. класса <i>Stellarietea mediae</i>			
<i>Convolvulus arvensis</i>	IV	1	III
<i>Cirsium setosum</i>	III	2	I
<i>Euphorbia waldsteinii</i>	III	1	I
<i>Oberna behen</i>	III	2	
<i>Lappula squarrosa</i>			III
<i>Chenopodium album</i>			III
<i>Viola tricolor</i>	III		
<i>Lactuca tatarica</i>		1	II
Прочие виды			
<i>Geum urbanum</i>	V	1	III
<i>Inula britannica</i>	I	2	IV
<i>Calamagrostis epigeios</i>	I	2	II ^{1–4}
<i>Clinopodium vulgare</i>		2	III
<i>Tussilago farfara</i>	II	1	I
<i>Acinos arvensis</i>		1	II
<i>Arenaria serpyllifolia</i>			II
<i>Erigeron acris</i>	I		II
<i>Carex praecox</i>	I		II ^{1–3}
<i>Silene noctiflora</i>		1	II
<i>Pastinaca sylvestris</i>	I		II

Буквами обозначены: С. – *Cynosurion*; Mol. – *Molinietalia*; Т. м. – *Trifolion montani*, Т. G. – *Trifolio-Geranietea sanguinei*, Он. – *Onopordetalia*.

Таблица II 8

Ассоциация *Loto corniculati*–*Salvietum verticillatae*

Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	С
Номер описания	10	12	15	16	17	18	19	
Площадь (м ²)	100	100	100	100	100	100	100	
Проективное покрытие (%)	55	70	85	60	95	60	75	
Средняя высота (см)	25	30	35	20	15	50	20	
Количество видов	23	23	27	27	28	33	31	
Д. в. ассоциации								
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+	2	+	3	г	+	V
<i>Salvia verticillata</i>	+	2	1	3	+	1	г	V
<i>Echium vulgare</i> On.	г	+		+	1	г	+	V
<i>Medicago lupulina</i>		г			+	г		III
<i>Consolida regalis</i>	+	г		+				III

Таблица II 8 (Окончание)

Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	С
Д. в. союза <i>Trifolion montani</i> и порядка <i>Galietales veri</i>								
<i>Fragaria viridis</i>	2	3	3	2	2	2	3	V
<i>Potentilla impolita</i>	+			+	+	+	+	IV
<i>Poa angustifolia</i>	r	+		+	2	1		IV
<i>Pimpinella saxifraga</i>				+	+		+	III
Д. в. союза <i>Cynosurion</i>								
<i>Achillea millefolium</i>			+		+	+	+	III
<i>Taraxacum officinale</i>		r			+	r		III
<i>Trifolium repens</i>						r	+	II
<i>Plantago lanceolata</i>						r	+	II
<i>Poa pratensis</i>							+	I
<i>Plantago media</i>					2		+	II
Д. в. порядка <i>Arrhenatheretalia</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>								
<i>Galium mollugo</i>	+	r	+	r	+	r		V
<i>Elytrigia repens</i>					+	+	r	III
<i>Lathyrus pratensis</i>			r				+	II
<i>Trifolium pratense</i>				r				I
<i>Stellaria graminea</i>						r		I
<i>Bromopsis inermis</i>							+	I
<i>Vicia cracca</i>			+					I
<i>Festuca pratensis</i>				r				I
Д. в. порядка <i>Onopordetalia</i> и класса <i>Artemisietea vulgaris</i>								
<i>Artemisia absinthium</i>	+	r	+	2	+		r	V
<i>Cichorium intybus</i>		r	+	r	+	r	r	V
<i>Berteroa incana</i>	+	+	+	+	+	+		V
<i>Carduus acanthoides</i>	1	+	r	+	+	r	+	V
<i>Verbascum nigrum</i>	+		+		r		+	III
<i>Picris hieracioides</i>			+		r			II
<i>Cynoglossum officinale</i>					r		+	II
Прочие виды								
<i>Agrimonia eupatoria</i>	+	2	+	+	r	+	+	V
<i>Origanum vulgare</i> T. G.	+		+	+		r	+	IV
<i>Inula britannica</i>		r	+	r		+	r	IV
<i>Convolvulus arvensis</i>	+			+	r	r		III
<i>Lappula squarrosa</i>				r	r	+		III
<i>Chenopodium album</i>		+	r		r	r		III
<i>Geum urbanum</i>	r			r			r	III
<i>Clinopodium vulgare</i>	r		r	r				III

Кроме того, единично встречены: *Acinos arvensis* (6, 7), *Anthemis tinctoria* (7), *Arenaria serpyllifolia* (5, 6), *Calamagrostis epigeios* (3, 7), *Cirsium praecox* (3, 7), *C. setosum* (3), *Digitalis grandiflora* (7), *Dracocephalum thymiflorum* (4), *Echinops sphaerocephalus* (3), *Erigeron acris* (1, 7), *Erysimum hieracifolium* (4), *Euphorbia waldsteinii* (5), *Falcaria vulgaris* (5), *Fallopia convolvulus* (6), *Galeopsis ladanum* (6), *Geranium sibiricum* (3), *Geranium sylvaticum* (4), *Lactuca tatarica* (1, 2), *Melilotus albus* (3), *M. officinalis* (5), *Myosotis arvensis* (6), *Nonea pulla* (4), *Pastinaca sylvestris* (2, 3), *Phlomis tuberosa* (7), *Seseli libanotis* (3), *Setaria viridis* (4), *Silene noctiflora* (4, 6), *Stachys arvensis* (6), *Thymus* sp. (4), *Trifolium medium* (7), *Tussilago farfara* (2), *Urtica dioica* (6), *Veronica chamaedrys* (2).

Часть 2

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Как уже отмечалось, используя этот пример, преподаватель или студенты-дипломники могут составить определительский ключ для более ограниченного района и довести его до ранга союза или даже ассоциации. Обратим внимание пользователей этим ключом, что авторы старались следовать В. Матушкевичу [Matuzskiewicz, 1981] и различать классы на физиономической основе. В таких случаях, как определение класса *Vaccinio-Piceetea* (тайга) вполне достаточно критерия «хвойный лес с зеленомошным покровом». Но иногда, особенно когда физиономических и топологических критериев было недостаточно, для облегчения определения использовалось ограниченное число доминантов или диагностических видов. Понятно, что при составлении ключа до ранга «союз» и ниже роль диагностических видов сильно возрастает.

Ключ для определения основных классов и порядков растительности Средней полосы Европейской части России

1. Леса и кустарники, то есть фитоценозы с более или менее выраженным ярусом деревьев и кустарников, на почвах разной увлажненности – от сухих до болотных, естественные, полустественные и синантропные 2
- Фитоценозы иные 10
2. Лесные болота на богатых болотно-торфянистых почвах, доминанты – деревья и кустарники (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Salix cinerea*), травяной ярус сформирован гигрофитным разнотравьем и осоками. Кл. *Alnetea glutinosae* 3
- Фитоценозы иные 4
3. Сильно заболоченные леса с доминированием *Alnus glutinosa*
..... *Alnetalia glutinosae*
- Фитоценозы с доминированием кустарниковых ив (*Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. pentandra*) *Salicetalia auritae*
4. Лесные посадки или заросли кустарников на сильно нарушенных субстратах 5
- Леса естественные 6

5. Заросли нитрофильных кустарников на вырубках, в посадках, на руинах и свалках. Доминируют *Sambucus racemosa*, *S. nigra*, *Salix caprea*, в напочвенном покрове – *Rubus idaeus*, *R. caesius*, *Urtica dioica* и др. **Prunetalia spinosae**
- Городская спонтанная древесная растительность и искусственные древесные насаждения. Доминируют *Acer negundo*, *Fraxinus americana*, *Robinia pseudoacacia*, в напочвенном ярусе – *Chelidonium majus*, *Lapsana communis*, *Impatiens parviflora*, *Urtica dioica* **Chelidonio-Robinietaalia**
6. Пойменные леса с доминированием тополей (*Populus nigra*, *P. alba*) и ив (*Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*) и травяным покровом с участием гигрофитов – *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Stachys palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Rubus caesius*. Обычны лианы – *Humulus lupulus* и *Calystegia sepium* **Salicetea purpurea**
- Фитоценозы иные 7
7. Хвойные леса с напочвенным покровом, в котором значительное участие принимают мхи и кустарнички. Кл. **Vaccinio-Piceetea** 8
- Лиственные листопадные леса непойменных или краткопоемных местообитаний (дубняки, липняки, ильмовники, осинники, березняки, иногда при участии видов хвойных – ели и сосны) с травяным покровом, в котором доминирует сныть, и подлеском с участием *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*. Кл. **Querc-Fagetea** 9
8. Сухие хвойные леса с лишайниками, доминирует обычно сосна **Pinetalia sylvestris**
- Более увлажненные мезофитные хвойные леса с незначительным участием лишайников, доминируют обычно ель и пихта **Piceetalia excelsae**
9. Сухие леса с остепненным травяным покровом при участии *Betonica officinalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Fragaria viridis*, *Pyretrum corymbosum*, *Thalictrum minus* и др. **Querc-Fagetea**
- Мезофитные леса с типичным неморальным травяным покровом, иногда умеренно заболоченные (*Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Bromopsis benekenii*, *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Paris quadrifolia*) **Querc-Fagetea**
10. Нелесные фитоценозы гидрофитов и гигрофитов – водные, околоводные, болотные. Доминируют травы или мхи, участие деревьев и кустарников незначительное (если имеется древесный или кустарниковый ярус, то он разомкнут) 11
- Фитоценозы иные, на сухих или умеренно-увлажненных почвах ... 16

11. Моховые болота – сообщества с участием видов рода *Sphagnum* и зеленых мхов при большем или меньшем участии осоковых, кустарников и кустарничков, иногда с разреженным пологом деревьев 12
- Водные и околотовные фитоценозы 13
12. Верховые олиготрофные болота с преобладанием сфагновых мхов и вересковыми кустарничками, возможен полог сосны *Oxycocco-Sphagnetes*
- Переходные мезотрофные болота со значительным участием сфагновых мхов, но при доминировании или содоминировании осоковых (*Sczeuchzeria palustris*, р. *Eriophorum*, р. *Carex*) и зеленых мхов, возможен разреженный полог *Betula pubescens* *Sczeuchzerio-Caricetes fuscae*
13. Сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся растений-плейстофитов (виды р. *Lemna*, р. *Utricularia*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* и др.) *Lemnetes*
- Фитоценозы иные 14
14. Сообщества гидатофитов – прикрепленных ко дну растений с плавающими на поверхности или погруженными в толщу воды листьями (в основном виды р. *Potamogeton*, а также *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Polygonum amphibium*) *Potametes*
- Сообщества растений-амфибий, возвышающихся над поверхностью воды или произрастающих на сильно переувлажненных почвах. Кл. *Phragmiti-Magnocaricetes* 15
15. Сообщества достаточно глубоководных водоемов со стоячей или медленно текущей водой (доминируют *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Equisetum fluviatilis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus* и др.) *Phragmitetalia*
- Сообщества крупных осок на периодически или постоянно переувлажненных местообитаниях *Magnocaricetalia*
16. Естественные и полустественные сообщества (т.е. возникшие в результате сведения леса, но сохраняющиеся при режиме использования длительное время) на почвах различного режима увлажнения – от влажнолуговых до степных 17
- Синантропные (сегетальные и рудеральные) сообщества полей, пустырей, интенсивно вытаптываемых или выпасаемых местообитаний 25
17. Сообщества опушек, вырубков и лесных полян, где не проводится сенокосение 18
- Фитоценозы иные 19

18. Сообщества теплых ксеротермных опушек с участием *Origanum vulgare*, *Coronilla varia*, *Hypericum perforatum*, *Verbascum lychnitis*, *Silene nutans*, при участии степных и луговых видов, возможен разреженный полог деревьев или кустарников **Trifolio-Geranietea**
 – Лесные вырубки с доминированием *Chamerion angustifolium* **Epilobietea**
19. Степи – сообщества многолетних травянистых ксерофитов: дерновинных злаков (типчака, ковылей) и лугово-степного разнотравья на черноземах. Соотношение доли дерновинных злаков и разнотравья может меняться, возможны пастбищные варианты с преобладанием типчака и полыней 20
 – Фитоценозы иные 21
20. Степи несолонцеватых почв, черноземов, в горах на неполноразвитых и скелетных почвах **Festuco-Brometea**
 – Степи солонцеватых почв с участием *Limonium gmelinii*, *Artemisia lerchiana* и других растений, корневые системы которых связаны с солонцеватым горизонтом. Возможно участие типичных степных гликофитных растений, корневая система которых расположена в надсолонцовом горизонте **Festuco-Puccinellietea**
21. Остепненные сообщества песчаных и супесчаных почв, на моренных лесных сухих почвах с участием *Sedum acre*, *Arenaria serpyllifolia*, *Corynephorum canescens*, *Thymus serpyllum* и др. **Sedo-Scleranthetea**
 – Луга – многолетние более или менее мезофитные естественные или полуестественные сообщества (на месте лесов, но устойчиво сохраняющиеся при сенокосном или пастбищном использовании) на почвах от сухих до влажных, возможно умеренное засоление 22
22. Первичные луга на засоленных почвах с участием галомезофитов (*Juncus gerardii*, *Triglochin maritima*, *Agrostis stolonifera* и др.) **Scorzonero-Juncetea gerardii**
 – Вторичные послелесные сообщества незасоленных почв. Кл. **Molinio-Arrhenatheretea** 23
23. Луга переувлажненных местообитаний с доминированием гигрофитов (*Ranunculus repens*, *Mentha arvensis*, *Carex vulpina*, *Lysimachia nummularia*, *Potentilla fruticosa*, *Deschampsia cespitosa* и др.) **Molinietalia**
 – Луга сухих и нормально увлажненных местообитаний 24
24. Настоящие луга с преобладанием мезофитов (*Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*) **Arrhenatheretalia**
 – Остепненные луга, в травостое которых к видам-мезофитам примешиваются виды луговых степей (*Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria delavignei*, *Asparagus officinalis* и др.) . **Galietalia veri**

25. Растительность полей однолетних культур или многолетних трав первого-второго года использования, сообщества типичных сегетальных (полевых) сорняков **Stellarietea mediae**
- Фитоценозы иные, рудеральная растительность и старовозрастные посевы трав 26
26. Сообщества однолетников, реже – двулетников на первых стадиях восстановительной сукцессии на нормально увлажненных почвах (*Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Descurainia sophia*, *Matricaria perforata*, *Sisymbrium loeselii*, *Sonchus arvensis*) **Stellarietea mediae**
- Фитоценозы иные 27
27. Сообщества однолетников на переувлажненных почвах по берегам рек и ручьев (при участии видов р. *Bidens*, *Rorippa palustris*, *Polygonum hydropiper* и др.) **Bidentetea**
- Фитоценозы иные 28
28. Сообщества пустырей из высокорослых дву- и многолетних видов, а также посевы многолетних трав третьего-четвертого годов использования (*Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Arctium tomentosum*, *Carduus acanthoides*, *C. crispus*, *Leonurus quinquelobatus*, *Urtica dioica*) **Artemisietalia vulgaris**
- Фитоценозы иные 29
29. Сообщества ксерофитов и мезоксерофитов (*Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Verbascum lychnitis*, *Cirsium vulgare*, *Onopordum acanthium* и др.) **Onopordetalia**
- Фитоценозы иные 30
30. Сообщества нарушенных местообитаний со злаковым покровом (с доминированием *Agropyron repens*, *Bromopsis inermis*) **Agropyretalia repentis**
- Фитоценозы иные 31
31. Сообщества сильно сбитых влажных пастбищ с доминированием пастбищного низкотравья (*Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Taraxacum officinale*) **Polygono arenastri–Poëtea annuae**
- Сообщества, переходные от луговых к рудеральным, на богатых азотом почвах в затененных местообитаниях (сады, парки, скверы, берега ручьев, с участием *Chelidonium majus*, *Geum urbanum*, *Humulus lupulus*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius*, *Aegopodium podagraria* и др.) .. **Galio-Urticetea**

Литература

- Абдуллин М.Р., Миркин Б.М. Опыт создания «агростепей» в Башкирском Степном Зауралье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100. – № 5. – С. 77–90.
- Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. – Майкоп, 1999. – 114 с.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63. – № 2. – С. 112–121.
- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.; Л.: Наука, 1964. – С. 300–447.
- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. – М.: МГУ, 1986. – 213 с.
- Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: Принципы и методы изучения. – СПб., 1995. – 185 с. (Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова. Вып. 15).
- Баишева Э.З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны // Усп. совр. биол. – 2007. – Т. 127. – № 3. – С. 316–333.
- Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитосоциологической школе Браун-Бланке // Бот. журн. – 1989. – Т. 74. – № 11. – С. 1545–1551.
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Т. 4. – Л.: Наука, 1972. – С. 5–94.
- Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – 424 с.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. – Брянск: Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
- Вайнер (Уинер) Д. Экология в Советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы. Пер. с англ. / Послел. и ред. Ф.Р. Штильмарка. – М.: Прогресс, 1991. – 400 с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. Пер. с нем. – М.: Мир, 1982. – 261 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. – М.: ВИНТИ, 1972. – С. 7–83.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Тертий Ж.-П. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е изд. / Перевод И.Б. Кучерова. Редактор перевода А.И. Соломещ // Растительность России. – 2005. – № 7. – С. 3–38.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 494 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. / Отв. ред. О.В. Смирнова – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.; Кн. 2. – 575 с.
- Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Усп. совр. биол. – 1978. – Т. 85. – № 3. – С. 431–446.

- Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
- Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. – 2010. – Т. 71. – № 5. – С. 386–401.
- Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И. Синтаксономия и сим-фитосоциология растительности аласов Якутии. – Иркутск, 1987. – 176 с.
- Голуб В.Б. Опыт использования градиентного анализа при обработке результатов эколого-ботанического профилирования // Бот. журн. – 1983. – Т. 68. – № 2. – С. 257–261.
- Голуб В.Б. Эколого-флористические основы мониторинга антропогенных изменений растительности (на примере низовий Волги): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Тарту, 1986. – 31 с.
- Голуб В.Б., Сорокин А.Н., Гречушкина Н.А. Выделение новых ассоциаций и субассоциаций с ограничением варьирования флористического состава // Растительность России. – 2012. – № 21. – С. 124–134.
- Голуб В.Б., Чорбадзе Н.Б. Сигма-синтаксоны урочищ западных подstepных ильменей дельты Волги // Биол. науки. – 1981. – № 1. – С. 124–133.
- Голубев В.Н. О некоторых особенностях жизненных форм травянистых растений лесно-луговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. – 1959. – Т. 44. – № 12. – С. 1704–1716.
- Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн. – 1973. – Т. 58. – № 1. – С. 3–10.
- Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Актуальные проблемы экологии пыления антофи-тов // Усп. совр. биол. – 1985а. – Т. 99. – Вып. 2. – С. 292–302.
- Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. К антэкологии анемофильных растений можже-лово-дубовых лесов Южного берега Крыма // Бот. журн. – 1985б. – Т. 70. – № 10. – С. 1393–1399.
- Голубев В.Н., Молчанов Е.Ф. Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма. – Ялта: ГНБС, 1978. – 42 с.
- Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. – 232 с.
- Горышина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. – 127 с.
- Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высш. школа, 1979. – 364 с.
- Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масшта-бах // Полевая геоботаника. Т. 4. – Л.: Наука, 1972. – С. 137–330.
- Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений. Аллелопатия. – М.: Изд-во иностр. лит., 1957. – 246 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Дзыбов Д.С. О самозарастании и его ускорении // Растения и промышленная сре-да. – Свердловск, 1982. – С. 90–96.
- Дзыбов Д.С. Посеять степь // Природа. – 1991. – № 9. – С. 59–83.
- Дзыбов Д.С. Основы биологической рекультивации нарушенных земель. – Став-рополь, 1995. – 60 с.
- Дзыбов Д.С. Агrostеи – agrostеi: монография. – Ставрополь: АГРУС, 2010. – 256 с.
- Дохман Г.И. История геоботаники в России. – М.: Наука, 1973. – 286 с.
- Дохман Г.И. Экспериментально-фитоценологические основы исследования злако-во-бобовых сообществ. – М.: Наука, 1979. – 200 с.

- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. – Л.: Наука, 1984. – 174 с.
- Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России // Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. – С. 377–483.
- Жерихин В.В. Генезис травяных биомов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 132–137.
- Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций. – Львов, 2005. – 304 с.
- Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т. 112. – Вып. 5. – С. 36–45.
- Жукова Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 44. – № 3. – С. 361–374.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений. – Кишинев: Штиинца, 1988. – 767 с.
- Зайкова В.А. Динамика луговых сообществ. – Л.: Наука, 1980. – 216 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1989. – 146 с.
- Злобин Ю.А. Мутуализм и комменсализм у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99. – № 1. – С. 57–63.
- Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Усп. совр. биол. – 1996. – Т. 116. – № 2. – С. 133–146.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
- Иванов В.Ф., Молчанов Е.Ф., Корженевский В.В. Растительность и почвообразование на извержениях грязевых вулканов в Крыму // Почвоведение. – 1989. – № 2. – С. 5–12.
- Ипатов В.С. О понятии «фитоценоз» и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. – 1966. – № 3. – С. 56–62.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – Л.: ЛГУ, 1998. – 314 с.
- Кант Г. Биологическое растениеводство: возможности биологических агросистем. – М.: Агропромиздат, 1988. – 207 с.
- Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. – Л.: Наука, 1969. – 176 с.
- Классификации растительности СССР / Ред. Б.М. Миркин. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 206 с.
- Кононов К.Е., Наумова Л.Г. Сравнение результатов оценки отношения видов к фактору увлажнения физиологическими и фитоценологическими методами // Сравнительный анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. – Уфа: БФ АН СССР, 1982. – С. 69–73.
- Корженевский В.В. Современное состояние и уровни фитоиндикации // Журн. общ. биол. – 1992. – Т. 53. – № 5. – С. 704–714.
- Коротков К.О. Леса Валдая. – М.: Наука, 1991. – 160 с.
- Кун Т. Структура научных революций. – М.: Прогресс, 1975. – 300 с.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
- Лавренко Е.М., Ипатов А.А. Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву // Бот. журн. – 1952. – Т. 37. – № 2. – С. 128–139.
- Лопатин В.Д. Закономерности формирования луговых ценозов в процессе сингенеза // Бот. журн. – 1988. – Т. 73. – № 3. – С. 391–400.
- Мазинг В.В. Структурные уровни растительного покрова // Уч. зап. Тартус. ун-та. – 1988. – Вып. 812. – С. 122–141.

- Мальшев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. – 1975. – Т. 60. – № 11. – С. 1537–1550.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1986. – 108 с.
- Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных многолетних растений. – Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1990. – 187 с.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – 387 с.
- Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Уфа, 2009. – 32 с.
- Матвеева Н.В. Зональные факторы среды и структура растительного покрова тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб., 1995. – 48 с.
- Матвеева Н.М. Зональность в растительном покрове Арктики. – СПб., 1998. – 220 с.
- Мейен С.В. Принцип сочувствия // Пути в неизвестное. Сб. 13. – М.: Советск. писатель, 1977. – С. 401–430.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9. – М.: ВИНТИ, 1989. – 126 с.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г. Теоретические аспекты анализа сукцессий в травосмесях // Биол. науки. – 1989. – № 1. – С. 7–17.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: Гилем, 2012. – 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. – 288 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 222 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю. Аллелопатия: состояние теории и методы изучения // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52. – № 5. – С. 646–655.
- Миронова С.И. Развитие техногенных сукцессионных систем растительности в условиях криолитозоны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 1999. – 32 с.
- Мордкович В.Г. Степные экосистемы. 2-е изд. испр. и доп. / Отв. ред. И.Э. Смелянский. – Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2014. – 170 с.
- Морозов Г.Ф. Избранные труды (Классики отечественного лесоводства). – М.: ВНИИЛМ, 2004. – 416 с.
- Науялис И.И. Значение работ А.С. Уотта по изучению *Pteridium aquilinum* для разработки проблем структуры и динамики фитоценозов // Бот. журн. – 1980. – Т. 65. – № 10. – С. 1494–1501.
- Небел Б. Наука об окружающей среде. В 2-х т. – М.: Мир, 1993. – Т. 1. – 420 с.; Т. 2. – 330 с.
- Нечаева Н.Т., Мухаммедов Г.М. Мониторинг природной и улучшенной растительности центральных Каракумов. – Ашхабад, 1991. – 164 с.
- Одум Ю. Экология. В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
- Онипченко В.Г. Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. – С. 86–155.

- Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. – М.: КРАССАНД, 2013. – 576 с.
- Определитель растений Мещеры. Ч. 2 / Под ред. В.Н. Тихомирова. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 212 с.
- Пешкова Н.В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. – Свердловск: Изд-во Уральск. ун-та, 1987. – 133 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
- Работнов Т.А. Луговедение. – М.: Изд-во МГУ, 1984. – 319 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 350 с.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 240 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 615 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
- Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. – Л.: Наука, 1987. – 156 с.
- Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах / Ред. И.Н. Рахтеевко. – Минск: Наука и техника, 1982. – 229 с.
- Романовский Ю.Э. Конкуренция, продуктивность и видовое разнообразие естественных сообществ // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб., 1992. – С. 139–152.
- Рысин Л.П. Лесные экосистемы в условиях рекреационного использования – современная ситуация и перспективы // Динамика и устойчивость рекреационных лесов. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. – С. 5–24.
- Рябова Т.Г., Ишбирдина Л.М. О некоторых синтаксономических закономерностях растительности городов Республики Башкортостан // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1996. – Т. 101. – Вып 1. – С. 70–75.
- Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1984. – Т. 89. – Вып. 1. – С. 72–81.
- Сайфуллина Н.М., Ямалов С.М., Шайхисламова Э.Ф., Миркин Б.М. Статистический анализ восстановительных сукцессий зарастания заброшенных населенных пунктов в горно-лесной зоне Республики Башкортостан // Экология. – 2008. – № 5. – С. 385–389.
- Сельскохозяйственные экосистемы / Ред. Л.О. Карпачевский. – М.: Агропромиздат, 1987. – 223 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высш. школа, 1962. – 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.; Л.: Наука, 1964. – С. 146–208.
- Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85. – С. 75–86.
- Сидоренко В.Г., Бердюкова В.А., Сурова Н.Г. Конструирование мозаичных агроценозов. I. Анализ соотношения горизонтальной структуры и запаса надземной и подземной фитомассы // Биол. науки. – 1992. – № 6. – С. 106–112.

- Скрипчинский В.В. Создание лесных формаций, близких к естественным // Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. – Ставрополь, 1983. – С. 22–37 (Тр. Ставропольск. научно-иссл. ин-та сельского хозяйства. Вып. 4).
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогео-системная экология. – Новосибирск: СО Наука, 1993. – 384 с.
- Структура горных фитоценоотических систем Субарктики / Под ред. Б.Н. Норина. – СПб.: Наука, 1995. – 195 с.
- Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. Т. 1. – М.; Л., 1954. – С. 449–463.
- Султанова Б.М. Трансформация растительности Семипалатинского испытательного полигона // Современная ботаника в России. Тр. XIII съезда Рус. бот. об-ва. Т. 2. – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 318–320.
- Таргульян В.О., Соколов И.А. Структурный и функциональный подход к почве: почва-память и почва-момент // Математическое моделирование в экологии. – М., 1978. – С. 17–33.
- Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1974. – 244 с.
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 196 с.
- Трасс Х.Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Изучение растительности острова Сааремаа. – Тарту: АН ЭССР, 1964. – С. 82–111.
- Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 257 с.
- Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. – Свердловск: Изд-во Уральск. ун-та, 1988. – 124 с.
- Турубанова Л.П., Миркин Б.М. О сукцессиях в посевах канареечника в условиях средней тайги // Бот. журн. – 1988. – Т. 73. – № 11. – С. 1583–1590.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. – М.; Л., 1965. – С. 251–254.
- Усманов И.Ю. Функциональный анализ типов адаптивных стратегий растений: Дис. ... докт. биол. наук. – Киев: Ин-т ботаники АН УССР им. М.Г. Холодного, 1989. – 253 с.
- Флора Липецкой области / Под ред. В.Н. Тихомирова. – М.: Аргус, 1996. – 374 с.
- Харбон Дж. Введение в экологическую биохимию. – М.: Мир, 1985. – 311 с.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. – М.: Наука, 1988. – 183 с.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1964. – 447 с.
- Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. – 1983. – Т. 68. – № 5. – С. 561–571.
- Шмидт В.М. О двух направлениях развития метода конкретных флор // Бот. журн. – 1976. – Т. 61. – № 12. – С. 1658–1669.
- Шмидт В.М. О некоторых приемах сравнения систематической структуры флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Мат-лы II рабочего совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – С. 163–167.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. – Л.: Наука, 1968. – 236 с.

- Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теор. и метод. пробл. в сравнительной флористике: Мат-лы II рабочего совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – С. 13–18.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1961. – 402 с.
- Agnew A.D.Q., Wilson J.B., Sykes M.T. A vegetation switch as the cause of forest/mire ecotone in New Zealand // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 2. – P. 273–278.
- Aguilar Silva F.J., Diaz Barradas M.C., Zunzunegui M. Growth of *Halimium halimifolium* under simulated and natural browsing in the Donana National Park (SW Spain) // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 5. – P. 609–614.
- Ashton D.H., Kelliher K.J. Effects of forest soil desiccation on the growth of *Eucalyptus regnans* F.Muell. seedling // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 4. – P. 487–496.
- Austin M.P. On non-linear species response model in ordination // Vegetatio. – 1976. – Vol. 33. – P. 33–41.
- Austin M.P. Community theory and competition in vegetation // Perspectives on plant competition. – San-Diego: Acad. press, 1990. – P. 214–238.
- Baar J. The ectomycorrhizal flora of primary and secondary stands of *Pinus sylvestris* in relation to soil conditions and ectomycorrhizal succession // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 4. – P. 497–504.
- Bakker J.P., Olff H., Willems J.H., Zobel M. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 2. – P. 147–156.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S. et al. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems // Nature. – 2006. – Vol. 439. – P. 969–972.
- Barkman J.J. The investigation of vegetation texture and structure // The study of vegetation / Ed. M.J.A. Werger. – The Hague: Junk, 1979. – P. 125–160.
- Barkman J.J. New systems of plant growth forms and phenological plant types // Plant form and vegetation structure / Ed. M.J.A. Werger. – The Hague: SPB Acad. Publ., 1988. – P. 9–44.
- Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree // Ecol. Letters. – 2006. – Vol. 9. – P. 569–574.
- Bender E.A., Case T.J., Gilpin M.E. Perturbation experiments in community ecology. Theory and practice // Ecology. – 1984. – Vol. 65. – № 1. – P. 1–13.
- Bergeron Y., Dansereau P.R. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 6. – P. 827–832.
- Biewer H., Poschold P. Diaspore and gap availability limiting species richness in wet meadows // Folia Geobot. – 2005. – Vol. 40. – № 1. – P. 13–34.
- Bock C.E., Bock J.H., Grant M.C., Seastedt T.R. Effect of fire on abundance of *Eragrostis intermedia* in a semiarid grassland in southeastern Arizona // J. Veget. Sci. – 1995. – Vol. 6. – № 3. – P. 325–328.
- Botkin D.B. Causality and succession // Forest succession: Concepts and application. – N. Y. etc.: Springer-Verlag, 1981. – P. 36–55.
- Box E.O. Plant functional types and climate at the global scale // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 309–320.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3 Aufl. – Wien, 1964. – 865 S.
- Bruehlheide H. A new measure of fidelity and its application to defining species groups // J. Veget. Sci. – 2000. – Vol. 11. – P. 167–178.
- Bugmann H. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 359–370.

- Bunce R.G.H., Baar C.J., Howard D.C., Hallam C.J. The current status of field margins in the U.K. // *Field Margins: Integr. Agr. and Conserv. Proc. Symp.*, Coventry, 18–20 Apr., 1994. – 1994. – P. 13–20.
- Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 347–358.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie Ch.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // *Ecol. Monogr.* – 1994. – Vol. 64 (2). – P. 149–175.
- Clay K. The impact of parasitic and mutualistic fungi on competitive interactions among plants // *Perspectives on plant competition.* – San-Diego: Acad. press, 1990. – P. 391–403.
- Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. Assessing the response of plant functional types to climatic changes in tropical forests // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 405–416.
- Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Amer. Natur.* – 1977. – Vol. 3. – № 982. – P. 1119–1144.
- de la Riva E.G., Casado M.A., Jiménez M.D. et al. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain // *J. Veget. Sci.* – 2011. – Vol. 22. – № 2. – P. 292–302.
- del Moral R., Titus J.H., Cook A.M. Early primary succession on Mount St. Helens, Washington, USA // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 1. – P. 107–120.
- Dengler J., Jansen F., Glöckler F. et al. The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science // *J. Veget. Sci.* – 2011. – Vol. 22. – P. 582–597.
- Dierschke H. *Pflanzensoziologie.* – Stuttgart: Ulmer, 1994. – 683 S.
- Dierssen K. Rote Liste der Phlangezgesellschaften Schleswig-Holsteins // *Schriftenr. Landesamt Natursch. Landschaftspf. Schl.-Holstein.* – 1983. – Bd 6. – S. 1–159.
- Egler F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development // *Vegetatio.* – 1954. – Vol. 4. – P. 412–417.
- Ellenberg H. Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde // *Vegetatio.* – 1954. – Vol. 5–6. – P. 199–211.
- Ellenberg H. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht.* 2 Aufl. – Stuttgart: Ulmer, 1978. – 982 S.
- Ellenberg H. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas.* 2 Aufl. // *Scripta geobot.* – 1979. – Vol. 9. – S. 1–106.
- Elliott K.J., Swank W.T. Long-term changes in forest composition and diversity following early logging (1919–1923) and the decline of American chestnut (*Castanea dentata*) // *Plant Ecol.* – 2008. – Vol. 197. – № 2. – P. 155–172.
- Falinski J.B. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer deciduous woody plants // *Vegetatio.* – 1980. – Vol. 43. – № 1/2. – P. 23–38.
- Fernández-Santos B., Gómez-Gutiérrez J.M. Changes in *Cytisus balansa* population after fire // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 4. – P. 463–472.
- Field margins: Integrating Agriculture and Conservation: Proc. Symp., Coventry, 18–20 Apr., 1994 / Ed. Boatman Nigel. – Fahnham: BCPC, 1994. – XIV+404 p. (BCPC Monogr. № 58).
- Franeis R., Read D.J. The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure // *Plant and soil.* – 1994. – Vol. 159. – № 1. – P. 11–25.
- Fujiyama M. Development of secondary pine forests after pine wild disease in western Japan // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 5. – P. 729–738.

- Gerhardt K.* Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forests in Costa Rica // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 1. – P. 95–102.
- Gerhardt K., Hytteborn H.* Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests. An introduction // *J. Veget. Sci.* – 1992. – Vol. 3. – № 3. – P. 361–364.
- Gibson D.J., Menges E.S.* Population structure and spatial pattern in the deciduous shrub *Ceratiola ericoides* // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 3. – P. 337–346.
- Gillet F., Gallandat J.-D.* Integrated synusial phytosociology: some notes on a new multiscalar approach to vegetation analysis // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 1. – P. 13–18.
- Golub V.B., Mirkin B.M.* Grasslands of the Lower Volga valley // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1986. – Vol. 21. – № 3. – P. 225–336.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. – Chichester: J. Wiley publ., 1979. – 222 p.
- Grime J.P.* Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? // *J. Veget. Sci.* – 2002. – Vol. 13. – № 4. – C. 457–460.
- Grime J.P.* Trait convergence and trite divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequence // *J. Veget. Sci.* – 2006. – Vol. 17. – № 3. – P. 255–260.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.* Comparative plant ecology: a functional approach to communities of British species. – London: Unwin Hyman publ., 1988. – 892 p.
- Grubb P.J.* Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities // *Community ecology*. – N. Y.: Harper & Row, 1985. – P. 207–225.
- Handbook of Vegetation science. Pt. 5. Ordination and classification of communities.* – The Hague: Dr. W. Junk publ., 1973. – 737 p.
- Handbook of Vegetation science. Pt. 3. The population structure of vegetation* / Ed. *J. White*. – Dordrecht; Boston; Lancaster: Dr. W. Junk publ., 1985. – 668 p.
- Hara T., Nishimura N., Yamamoto S.* Tree competition and species coexistence in cool-temperate old-growth forest in Southwestern Japan // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 4. – P. 565–574.
- Harper J.L.* Population biology of plants. – L.: Acad. Press, 1977. – 892 p.
- Herben T., Krahulec F.* Competitive hierarchies reversal of rank order and de Wit approach: are they compatible // *Oikos*. – 1991. – Vol. 58. – № 2. – P. 254–256.
- Herben T., Krahulec F., Hadinkova V., Pechackova S.* Is a grassland community composed of coexisting species with low and high spatial mobility // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1994. – Vol. 29. – № 4. – P. 459–468.
- Herben T., Krahulec F., Hadinková V., Skálová H.* Small scale variability as a mechanism for large-scale stability in mountain grasslands // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 2. – P. 163–170.
- Hermý M., Stieperaere H.* Capitalists and proletarians (McLeod, 1884): an early theory of plant strategies // *Oikos*. – 1985. – Vol. 44. – № 2. – P. 364–366.
- Hietz P., Hietz-Seifert U.* Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 4. – P. 487–498.
- Hobbs R.J., Monney H.A.* Spatial and temporal variability in California annual grassland: results from a long-term study // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 1. – P. 43–56.
- Howell E., Stearn F.* The preservation, management and restoration of Wisconsin plant communities // *John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology*. – Madison: Publ. of Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters, 1993. – P. 57–66.
- Hubbel S.P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press., 2001. – 375 p.

- Hubbel S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional ecol.* – 2005. – Vol. 19. – P. 166–172.
- Hutchinson G.E.* An introduction to population ecology. – N.Y.: Yall. Univ. Press. – 1978. – 260 p.
- John T. Curtis.* Fifty years of Wisconsin plant ecology / Ed. *J.S. Fralish, R.P. McIntosh, O.L. Loucks.* – Madison: The Wisconsin Acad. of Sci., Arts and Letters, 1993. – 340 p.
- Jonsdottir G.A.* Tiller demography in seashore population of *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* and *Poa irrigata* // *J. Veget. Sci.* – 1991. – Vol. 2. – № 1. – P. 89–94.
- Jonsson B.G.* The bryophyte diaspora bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 6. – P. 819–826.
- Kazanis D., Arianoutsou M.* Vegetational composition in post-fire successional gradient of *Pinus halepensis* forests in Attica, Greece // *Intern. J. Wildland Fire.* – 1996. – Vol. 6. – № 2. – P. 83–91.
- Keddy P.A.* Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities // *Perspectives on plant competition.* – San-Diego: Acad. press, 1990. – P. 265–289.
- Keddy P.A.* Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology // *J. Veget. Sci.* – 1992. – Vol. 3. – № 2. – P. 157–164.
- Keddy P.A.* Do ecological communities exist? // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 1. – P. 135–136.
- Keddy P., Shiplay B.* Competitive hierarchies in herbaceous plant communities // *Oikos.* – 1989. – Vol. 54. – № 2. – P. 234–241.
- Keith D.A., Bradstock R.A.* Fire and competition in Australian heath: a conceptual model and field investigation // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 3. – P. 347–356.
- Kiehl K.* Plant species introduction in ecological restoration: possibilities and limitations // *Basic and appl. ecol.* – 2010. – Vol. 11. – P. 281–284.
- Kiehl K., Kirmer A., Donath T.W. et al.* Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe // *Basic and appl. ecol.* – 2008. – Vol. 11. – P. 285–299.
- Kiirikki M.* Seed bank and vegetation succession in abandoned fields in Karkali Nature Reserve, Southern Finland // *Ann. Bot. Fenn.* – 1993. – Vol. 30. – P. 139–152.
- Kopečky K., Hejny S.* A new approach to the classification of antropogenic plant communities // *Vegetatio.* – 1974. – Vol. 29. – P. 17–20.
- Kornás J.* Remarks in the analysis of a synanthropic flora // *Acta bot. Slov. Ser. A.* – 1978. – № 3. – P. 385–394.
- Krahulec F.* Clonal behavior in closely related plants // *Folia Geobot., Phytotax., Praha.* – 1994. – Vol. 29. – № 2. – P. 277–290.
- Krahulec F.* Species coexistence in temperate grasslands // *Folia Geobot. Phytotax., Praha.* – 1995. – Vol. 30. – № 2. – P. 113–116.
- Kull K., Zobel M.* High species richness in a Estonian wooded meadow // *J. Veget. Sci.* – 1991. – Vol. 2. – № 5. – P. 715–718.
- Kull K., Zobel M.* Vegetation structure and species coexistence // *Folia Geobot. Phytotax., Praha.* – 1994. – Vol. 29. – № 4. – P. 433–437.
- Kulmatiski A.* Exotic plants establish persistent communities // *Plant Ecol.* – 2006. – Vol. 187. – № 2. – P. 261–275.
- Landolt E.* Okologische zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich.* – 1979. – H. 64. – S. 1–208.
- Leng X., Musters C.J.M., de Snoo G.R.* Spatial variation in ditch bank plant species composition at the regional level: the role of environment and dispersal // *J. Veget. Sci.* – 2010. – Vol. 21. – № 5. – P. 868–875.

- Lertsman K.P.* Forest dynamic, differential mortality and variable recruitment probabilities // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 2. – P. 191–204.
- Lieberman D., Li M.* Seedling recruitment pattern in a tropical dry forests in Ghana // *J. Veget. Sci.* – 1992. – Vol. 3. – № 3. – P. 375–382.
- Liu Quinghong, Hytteborn H.* Gap structure disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest // *J. Veget. Sci.* – 1991. – Vol. 2. – № 3. – P. 391–402.
- Lloret F., Zedler P.H.* Recruitment pattern of *Rhus integrifolia* populations in period between fire in chaparral // *J. Veget. Sci.* – 1991. – Vol. 2. – № 2. – P. 217–230.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P. et al.* Rethinking plant community theory // *Oikos*. – 2004. – Vol. 107. – № 2. – P. 433–438.
- Lusk C.H.* Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 2. – P. 249–256.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory on island biogeography. – Princeton: Univ. Press, 1967. – 203 p.
- Makita A.* Density regulation during the regeneration of two monocarpic bamboos: self-thinning or intracolonial regulation? // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 2. – P. 281–288.
- Malmer N., Svensson B.M., Wallen B.* Interactions between *Sphagnum*-mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1994. – Vol. 29. – № 4. – P. 483–496.
- Malyshev L.I.* Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // *Quantitative approaches to phytogeography.* – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1991. – P. 15–33.
- Malyshev L.I.* Ecological background of the floristical diversity in northern Asia // *Fragm. Flor. Geobot.* – 1993. – Suppl. 2 (1). – P. 331–342.
- Margalef R.* Dynamic aspects of diversity // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 4. – P. 451–456.
- Masing V.* Die Entwicklung der vegetationskunde in der Sowjetunion // *Phytocoenologia.* – 1991. – Vol. 19. – № 4. – S. 479–495.
- Matuzskiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. – Warszawa, 1981. – 298 p.
- McDonald A.W.* The role of seedbank and sown seeds in the restoration of an English flood-meadow // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 3. – P. 395–400.
- McDonald A.W., Bakker J.P., Vegelin K.* Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 2. – P. 157–164.
- McIntosh R.* Plant ecology (1947–1972) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* – 1974. – Vol. 61. – № 1. – P. 132–165.
- McIntosh R.P.* The continuum continued: John T. Curtis' influence on ecology // *John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology.* – Madison: Publ. Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters, 1993. – P. 95–122.
- McNaughton S.J.* Compensatory plant growth as a response to herbivory // *Oikos*. – 1983. – Vol. 40. – P. 329–336.
- McNaughton S.J.* The propagation of disturbance in savannas through food webs // *J. Veget. Sci.* – 1992. – Vol. 3. – № 3. – P. 301–314.
- Meney K.A., Nielssen G.M., Dixon K.W.* Seed bank pattern in Restionaceae and Epacridaceae after wildfire in Kwongan in south-western Australia // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 1. – P. 5–12.
- Meusel H., Jager E.J.* Vergleichende chorologic der zentraleuropäischen Flora. Bd III. – Jena etc.: Fischer, 1992. – 333+265 S.

- Meusel H., Jager E.J., Weinert E.* Vergleichende chorologic der zentraleuropäischen Flora. Teil 1. – Jena etc.: Fischer, 1965. – 583+258 S.
- Meusel H., Jager E.J., Weinert E., Rauschert S.* Vergleichende chorologic der zentraleuropäischen Flora. Bd III. – Jena etc.: Fischer, 1978. – 418+163 S.
- Meyen S.V.* On the structure of theoretical biology // *Lectures in theoretical biology.* – Tallin: Valgus, 1988. – P. 21–25.
- Midgley J.J., Cameron M.C., Bond W.J.* Gap characteristics and replacement patterns in the Rnysna Forest, South Africa // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 1. – P. 29–36.
- Mirkin B.M., Kononov K.E., Gogoleva P.A., Burtseva E.I., Naumova L.G.* The flood plain grasslands of the Middle Lena-River. I. General characteristic and ordination // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1992. – Vol. 27. – № 2. – P. 225–245.
- Molisch H.* Der Einfluss einer Pflanze auf die andere. Allelopathic. – Jena, 1937. – 102 S.
- Mountford J.O., Lakhani K.H., Holland R.J.* Reservation of grassland vegetation following the cessation of fertilizer application // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 2. – P. 219–228.
- Mucina L.* Classification of vegetation: past, present and future // *J. Veget. Sci.* – 1997. – Vol. 8. – № 5. – P. 751–760.
- Mueller-Dombois D.* Vegetation dynamic in a coastal grassland of Hawaii // *Vegetatio.* – 1981. – Vol. 46/47. – P. 131–140.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and methods of vegetation ecology. – N. Y. etc.: Wiley & Sons, 1974. – 547 p.
- Naujalis J.* Sporinai induociai kaip augalu bendriju komponentai. – Vilnius: Baltic ECO leidybos centras, 1995. – 295 p.
- Noble I.R., Gitay H.* A functional classification for predicting the dynamics of landscapes // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 329–336.
- Okutomi K., Shinoda S., Fukuda H.* Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan // *J. Veget. Sci.* – 1996. – Vol. 7. – № 5. – P. 723–728.
- Palmer M.W.* Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1994. – Vol. 29. – № 4. – P. 511–530.
- Parrish J.A., Bazzaz F.A.* Competitive interactions in plant communities of different successional ages // *Ecology.* – 1982. – Vol. 63. – № 2. – P. 314–320.
- Pausas J.G., Austin M.P.* Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal // *J. Veget. Sci.* – 2001. – Vol. 12. – № 2. – P. 153–166.
- Peco B., Espigares T.* Floristic fluctuation in annual pastures: the role of competition at the regeneration stage // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 4. – P. 457–462.
- Pettit N.E., Froend R.H., Ladd P.G.* Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life from groups // *J. Veget. Sci.* – 1995. – Vol. 6. – № 1. – P. 121–130.
- Pignatti S.* Cento anni di Fitosociologia (con un contributo di Vittorio Ingegnoli) // *Braun-Blanquetia.* – 2010. – Vol. 46. – P. 9–26.
- Pineda F.D., de Miguel J.M., Casado M.A.* Quantitative plant ecology in Spain // *J. Veget. Sci.* – 1994. – Vol. 5. – № 4. – P. 601–608.
- Pokarzhevskaya G.* Morphological analysis of alpine communities of the northwestern Caucasus // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1995. – Vol. 30. – № 2. – P. 197–210.
- Prach K.* Vegetation succession on River Gravel Bars across the Northwestern Himalayas, India // *Arctic and Alpine Research.* – 1994. – Vol. 26. – № 4. – P. 349–353.
- Prach K., Pyšek P.* Clonal plants – what is their role in succession? // *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha. – 1994. – Vol. 29. – № 2. – P. 307–320.
- Rebertus A.J., Veblen T.T.* Structure and free-fall gap dynamic of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina // *J. Veget. Sci.* – 1993. – Vol. 4. – № 5. – P. 641–654.

- Rodriguez M.A., Alvarez J., Gómes-Sal A. Vertical distribution of below-ground biomass in intensely grazed mesic grasslands // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 1. – P. 137–142.
- Russell-Smith J., Lucas D.E. Regeneration of monsoon rain forest in northern Australia: the dormant seed bank // J. Veget. Sci. – 1994. – Vol. 4. – № 2. – P. 161–168.
- Scotton M., Piccinin L., Dainese M., Sancin F. Seed harvesting for ecological restoration: efficiency of haymaking and seed-stripping on different grassland types in the Eastern Italian Alps // Ecol. Restor. – 2009. – Vol. 27. – № 1. – P. 66–75.
- Semenova G.V., Onipchenko V.G. Soil seed banks // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich. – 1994. – H. 115. – P. 69–82.
- Shmida A., Ellner S. Coexistence of plant communities with similar niches // Vegetatio. – 1984. – Vol. 58. – P. 29–55.
- Singh J.S., Bourgeron P., Lauenroth W.R. Plant species richness and species-area relations in shortgrass steppe in Colorado // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 5. – P. 645–650.
- Skarpe C. Dynamic of savanna ecosystems // J. Veget. Sci. – 1992. – Vol. 3. – № 3. – P. 293–300.
- Skarpe C. Plant functional types and climate in a southern African savanna // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 3. – P. 397–404.
- Skoglund J. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems // J. Veget. Sci. – 1992. – Vol. 3. – № 3. – P. 357–360.
- Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veget. Sci. – 2010. – Vol. 21. – № 6. – P. 1014–1024.
- Soomers H., Sarneel J.M., Patberg W. et al. Factors influencing the seed source and sink functions of a floodplain nature reserve in the Netherlands // J. Veget. Sci. – 2011. – Vol. 22. – № 3. – P. 445–456.
- Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. – Dordrecht: Kluwerpubl., 1990. – 160 p.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veget. Sci. – 2002. – Vol. 13. – P. 451–453.
- Tilman D. Resource competition and community structure. – Princeton: Univ. Press, 1982. – 296 p.
- Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. – Princeton: Univ. Press, 1988. – 360 p.
- Timoney K.P., La Roi G.H., Dale M.R.T. Subarctic forest-tundra vegetation gradients: the sigmoid wave hypothesis // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 3. – P. 387–394.
- Turkington R. Neighbor relationships in grass-legume communities. IV. Pine-scale biotic differentiation // Can. J. Bot. – 1979. – Vol. 57. – № 23. – P. 2711–2716.
- Turkington R., Harper J.L. The growth, distribution and neighbor relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contacts // J. Ecol. – 1979. – Vol. 67. – P. 201–254.
- Turkington R., Mehrhoff L.A. The role of competition in structuring pasture communities // Perspectives on plant competition. – San-Diego: Acad. press, 1990. – P. 307–339.
- Tüxen R. Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischer Flusstal-Gesellschaften // Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Herausgegeben von R. Tüxen (Rientaln 4–7.4.1977). – Vaduz, 1978. – S. 17–26.
- Ungar I.A., Woodell S.R.J. The relationship between the seed bank and species composition of plant communities in two British salt marshes // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 4. – P. 531–536.

- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O. et al.* Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in Central Mexico // J. Veget. Sci. – 1991a. – Vol. 2. – № 1. – P. 15–20.
- Valiente-Banuet A., Vite F., Zavala-Hurtado J.A.* Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana* // J. Veget. Sci. – 1991b. – Vol. 2. – № 1. – P. 11–14.
- van der Maarel E., Sykes M.T.* Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 2. – P. 179–188.
- van der Maarel E., Noest V., Palmer M.W.* Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility // J. Veget. Sci. – 1995. – Vol. 6. – № 5. – P. 741–752.
- Väre H.* Relationships between spatial heterogeneity in vegetation communities and in belowground ecosystems: Acad. dissert. – Oulu: Oulun Yliopisto, 1996. – 37 p.
- Verwijst T.* Influence of the pathogen *Melampsora epitea* on intraspecific competition in a mixture of *Salix viminalis* clones // J. Veget. Sci. – 1993. – Vol. 4. – № 5. – P. 717–722.
- Vilá M., Terradas J.* Effect of nutrient availability and neighbors on shoot growth, resprouting and flowering of *Erica multiflora* // J. Veget. Sci. – 1995. – Vol. 6. – № 3. – P. 411–416.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F. et al.* The relationship between productivity and species richness // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1999. – Vol. 30. – P. 257–300.
- Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. R.H. Whittaker. – The Hague, 1978. – P. 287–399.
- White R.O.* Analyses and ecological management of tropical grazing lands // Handbook of vegetation science. Pt. 13. – The Hague, 1977. – P. 3–124.
- Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // Ecol. Monogr. – 1953. – Vol. 23. – P. 41–78.
- Whittaker R.H.* Classification of natural communities // Bot. Rev. – 1962. – Vol. 28. – P. 1–239.
- Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // Taxon. – 1972. – Vol. 21. – № 2/3. – P. 213–251.
- Whittaker R.H., Woodwell G.M.* Retrogression and coenocline distance // Handbook of vegetation science. Pt. 5. Ordination and classification of vegetation. – The Hague, 1973. – P. 55–80.
- Wilson J.B., Agnew A.D.Q.* Positive feedback switches in plant communities // Adv. Ecol. Res. – 1992. – Vol. 23. – P. 263–356.
- Wisheu I.C., Keddy P.A.* Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests // J. Veget. Sci. – 1992. – Vol. 3. – № 2. – P. 147–156.
- Yarranton G.H., Morison R.G.* Spatial dynamic of primary succession: nucleations // J. Ecol. – 1974. – Vol. 62. – P. 417–428.
- Zobel M., Suurkask M., Rosen E., Partel M.* The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland // J. Veget. Sci. – 1996. – Vol. 7. – № 2. – P. 203–210.

Указатель терминов

- Агриофит 36
Адаптивная селекция 50
Адвентивные виды 35
 - агриофит 36
 - археофит 35, 188, 189
 - кенофит 35, 189
 - колонофит 36
 - ксенофит 35, 189
 - ксеноэргазиофит 35
 - эпекофит 36
 - эргазиофит 35, 188, 189
 - эфемерофит 35, 188Алас 197–199, 203–206
Аллелопатия 76, 81, 82
Альфа-разнообразие 95, 101, 120, 190
Антропогенная эволюция растительности 35, 139–141
 - стихийная 140–141
 - целенаправленная 140Ареал вида 8, 10, 33, 58
 - аутэкологический 33
 - дизъюнктивный 33
 - космополитный 33
 - синэкологический 33
 - эндемичный 33Археофит 35, 188, 189
Архетип синтаксона 145–146, 155
Аспект 108–109, 181
Ассоциативная азотфиксация 88

Базальное сообщество 156–157
Базы геоботанических данных 159–160
Бактерии-азотфиксаторы 79, 87, 88
Бактерии-симбиотрофы 88–89, 94
Банк вегетативных зачатков в почве 64, 67, 112, 132
Банк проростков 63, 64, 67, 105
Банк семян 47, 51, 54, 59, 62–63, 64, 65, 67, 105, 118, 130, 133
Банк спор 63
Бета-разнообразие растительных сообществ 184, 190, 203–206
Биогеографические координаты 34
Биом 75, 147–148, 178, 187, 208

- Биотическая трансформация экотопа 76, 91, 93, 94, 104, 118, 122, 129
Биотоп 19, 75, 76–77
Ботаническая география 8, 34
- Верность вида 30
Взаимное отрицательное средообразование 78
Видовое богатство растительного сообщества 95–101, 118, 119, 125, 127, 134, 151, 178, 179, 181, 186, 190, 207
Видовой пул 98, 114
Виолент 45, 46–48, 50, 52, 62, 63, 65, 67, 85, 93, 100, 132
Виталитет 53, 58, 60–61, 69
Выпас 15, 20, 22, 25, 47, 58, 83, 84, 85, 89, 90, 101, 112, 121, 126–127, 135, 174, 181, 228, 241, 248
Вытаптывание 127
- Галофиты 103, 159, 163, 164, 228
Гамма-разнообразие 184, 185, 190–191, 207
Гап-мозаика 99
Гейтогенез 118, 124, 126–129, 144
Генет 54, 63, 64
Геоботаника 5, 212
Геоботаническая индикация 27, 75–76
Геоботаническое описание растительного сообщества 22, 24, 60, 96, 150, 156–160, 199, 217–221, 223
Геоботаническое районирование 8, 177, 198, 201–202
Географические элементы 34, 70, 188, 191, 207
Гетерогенность популяции 53, 56–62, 66
 - виталитетная 61
 - возрастная 57
 - гендерная 62
 - генетическая 57, 62
 - онтогенетическая 58–59
 - размерная 57

Гетеротрофная биота 83
Гигромезофит 26–29
Гигрофит 21, 26–30, 40, 247
«Гидравлический лифт» 78–79
Главный комплексный градиент конкуренции 38
Гологенез 118–119, 124, 125–126, 129, 144, 198
Градиентный анализ растительности 22–23, 26, 27, 30
Градиенты видового богатства растительных сообществ 99–101

Дедуктивный метод классификации растительных сообществ 156–157, 178
Дериватное сообщество 156

Детерминант 31

Диагностический вид 146, 148–149, 155, 156, 178, 229–231, 240, 242, 246
– дифференцирующий 31, 148–149, 151, 155, 178, 224, 227, 228, 230, 235
– константный 148–149
– характерный 31, 148–149, 151, 155, 156, 178

«Динамический бум» в фитоценологии 116, 132

Дифференциация экологических ниш 37, 48, 91, 92–94, 102, 109, 121, 124, 132, 135, 138, 139

Доминанты 46, 47, 51, 58, 60, 62, 78, 83, 87, 89, 90, 94, 98, 111, 114, 123, 124, 129, 132, 136, 146–147, 151, 154, 156, 157, 159, 177, 203, 212, 218, 235, 236, 246

Дриады 63, 105, 107, 123

Зависимость плотности популяции от смертности 55, 65, 66

Инвазивные виды 99

Индекс листовой поверхности 11, 102

Карты растительности 8, 141, 197, 202, 206, 213

Кенофит 35, 189

Классификация растительных сообществ 8, 16, 30, 145–178, 180, 210, 211, 215–245
– по доминантам 146–147, 177
– физиономическая 146, 147, 178
– флористическая 31, 95, 146, 148–154, 177–178

Климакс 100, 115–116, 121, 135–137, 144, 180, 181, 210

Климакс-континуум 115–116, 136, 144

Клон 63–64, 66, 67, 80, 105

Когорта 60, 65, 66

Кодекс фитосоциологической номенклатуры 150, 152, 153, 156, 178, 240

Колонофит 36

Комплексные градиенты 19–20, 22, 23, 24, 26, 32, 39, 181, 192, 197, 203, 204, 206, 222, 223

Компьютерные методы классификации растительности 157–160, 178

Конкурентная мощность вида 37–39, 45

Конкурентное исключение 38, 57

Конкуренция 10, 37–39, 40, 41, 42, 43, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 57, 58, 64, 77, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85, 86, 89, 91, 92, 93, 98, 106, 109, 114, 120, 121, 122, 124, 128, 131, 139, 192

- асимметричная 38, 52, 57
- диффузная 38, 57, 131
- между особями одного вида (внутривидовая) 38, 79
- симметричная 38, 52, 57

- Континуум 68–70, 73–74, 77, 94, 104, 105, 112, 155, 177, 178, 179–182, 184, 204, 207–208, 210, 232
- вертикальный 102, 114, 182
 - иерархический 182
 - инфраценотический 207
 - мероценотический 180, 182
 - многомерный 21, 74, 145
 - симфитосоциологический 207
 - синтаксономический 181
 - субфитоценотический 182
 - топографический 8, 69, 181, 184, 192–197, 207
 - фитоценотический 181
- Кривая цветения 109, 110
- Кривая «число видов/площадь» 95–97
- Ксенофит 35, 189
- Ксеноэргазиофит 35
- Ксеромезофит 26, 27, 28, 29
- Ксерофит 22, 26, 27, 79, 92, 109, 171, 172, 228, 240, 249, 250
- Ландшафт 75, 119, 125, 144, 160, 186, 190, 191, 197, 198, 204
- Лианы 13, 14, 82, 96, 247
- Лимитирующие факторы 20, 113
- Макрофиты 33, 72, 122, 146, 189
- Мезогигрофит 26, 27, 28, 29
- Мезофит 21, 25, 26, 27, 28, 29, 79, 92, 111, 247, 249
- Мероценоз 107, 179, 180
- Метод секущихся трансект 193, 194
- Микориза 79, 86, 87
- Микрогруппировки 99, 104, 106, 107, 114, 124, 128, 179, 182
- Минимальный ареал растительного сообщества 96, 100, 218
- Модели организации растительных сообществ 43, 75, 91–92, 94, 97, 109, 179, 181, 212
- Модели автогенной сукцессии 119–124
- благоприятствования 88, 119–120, 122, 124, 125, 128, 129, 132, 133, 141
 - ингибирования 121–122, 123, 132, 144
 - нейтральности 94, 122, 131, 132, 144
 - толерантности 120–121, 122, 124, 125, 129, 131, 132, 134, 144
- Модели эволюции растительного сообщества 116, 137
- коадаптационная 116, 138
 - сеткообразная 116, 137–139, 144
- Модель карусели 105, 107, 124

- Мозаичность 104, 106, 107, 114
- аллелопатическая 106, 114
 - зоогенная 106–107, 114
 - клоновая 105–106, 114
 - фитоэнvironmentальная 106, 112, 114
- Моноклимакс 116, 135, 144
- Мутуалы 87
- Нарушения фитоценозов 10, 11, 31, 37, 43, 46, 47, 48, 50, 51, 52, 60, 62, 63, 75, 80, 86, 90, 91, 92, 99, 117, 133, 136, 137, 144, 153, 181, 185, 189
- Наука о растительности 7–8
- Научные традиции науки о растительности 209–214
- Неконкурентное одностороннее средообразование 76, 77
- Ординация 21, 22–27, 32, 194
- многомерная 22, 32
 - непрямая 22, 24–25, 32, 157
 - одномерная 22, 32
 - прямая 22, 32
- Островной эффект 98–99
- Парадигмы фитоценологии 179–180
- Пастбищная дигрессия 24, 25, 27, 28, 127, 140, 157, 211
- Патоген 82, 86, 89, 98, 114
- Первичная биологическая продукция 112–113, 114
- Пестротность растительного сообщества 104
- Петрофит 25, 174
- Подход Браун-Бланке 147, 148–154, 156, 157, 158, 178, 209, 210, 213, 217–245
- Поликлимакс 116, 136, 137, 144
- Поликультура 93, 103
- Полупаразит 10, 13, 75, 76, 82, 83, 90, 93, 98
- Полусмен 128, 203, 204, 222
- Популяционное поле 56
- Популяция
- генетическая 53
 - инвазионная 59, 65
 - ложноинвазионная 59, 60
 - локальная 53, 62
 - менделевская 53
 - нормальная 59, 65
 - плотность 8, 53, 54, 55, 62, 65, 66, 83, 90
 - размер 8, 53, 56
 - регрессивная 59, 65

- споровых растений 64–66
- фитомасса 66
- численность 56
- Признаки популяции растений 56
 - аллометрические 56
 - динамические 56
 - метрические 56
 - размер 8, 53, 56
 - статические 56
- Принцип Гаузе 94
- Принцип множественности синтаксономических решений 155, 178
- Продромус растительности 152, 241
- Проективное покрытие вида 29, 127, 159, 218, 219, 220, 244
- Размещение особей популяции в пространстве 55, 56
 - контагиозное 55, 56
 - регулярное 55, 56
 - случайное 55, 56
- Рамет 54, 63, 64
- Растения-«няни» 38, 43, 57, 79–81, 93, 105, 120
- Растения-паразиты 13, 75, 82–83, 90, 93, 98
- Растительная ассоциация 145–151
- Редукция непрерывности до дискретности 151, 179–182
- Ризосфера 79, 81, 88
- Рудеральные растения 36, 55, 60, 62, 85, 91, 92, 93, 98, 100, 105, 106, 121, 128, 140, 154, 157, 175, 176, 181, 217, 218, 241, 248, 250
- Сапротроф 90
- Сегетальные растительные сообщества 85, 90, 91, 93, 100, 150, 154, 248
- Сегетальные сорные растения 132
- Сигмасинтаксономия 199, 201, 210
- Сигмета 199, 200, 207
- Симбиоз 88–89
- Симфитосоциология 8, 199–201, 206
- Синантропизация растительности 141
- Синантропные виды растений 188
- Синантропные растительные сообщества 153, 154, 156, 246, 248
- Сингенез 117, 118, 144
- Сининдикация 76
- Синморфология 101–108, 179
- Синтаксон 31, 32, 145, 146, 148–156, 160, 178, 179, 181, 182, 189, 197, 199, 200, 203, 216, 240, 241, 242
- Синтаксономическая иерархия 151, 155, 157, 182, 241
- Синтаксономический анализ 199, 221, 238–245

- Синтаксономическое разнообразие 204, 217
Синтаксономия растительности 8, 95, 145–156, 177, 210
Синузия 107–108, 136
Синэкология 8, 210
Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова 16–18, 213
Система жизненных форм растений К. Раункиера 12–14, 18, 187, 210
Система полезных симбиотических связей 85
Стенопот 26, 27, 147
Стратегии культурных растений 50–51
Стратегии сорных растений 50–51
Стратегии растений Дж. Маклиода – Э. Пианки 44, 46, 52
Стратегии растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма 44–51, 52
Стресс 10, 11, 37, 47, 48, 49, 54, 55, 65
Структура растительного сообщества 8, 20, 22, 32, 83, 101–112, 114, 115, 119, 120, 122, 127, 136, 180, 181, 182, 239
– вертикальная 101–103, 114, 180
– во времени 115
– горизонтальная 104–107, 114, 180, 182
Сукцессионная система 116, 137
Сукцессионный статус 99, 114, 151, 178
Сукцессия автогенная вторичная 99, 117, 118, 119, 128, 144
– в «агростепи» 130–131, 144
– восстановительная 117, 124, 128, 133, 134, 137, 144, 157, 175, 176, 250
– в травосмеси 121, 132–133, 144
– на залежи 129–130, 131, 132, 211
– пирогенная 15
– радиационная 128–129
– рекреационная 122, 127
– рекультивационная 133
Сукцессия автогенная первичная 88, 92, 99, 118, 119, 124, 211
– зарастания водоемов и развития болот 122–123
– зарастания скал 119, 128
– на обнаженных техногенных субстратах 134
– на субстратах, образующихся при таянии ледников 123–124
– сингенез 117, 118, 144
– эндозоогенез 117, 118, 144
Сукцессия автогенно-аллогенная 129, 144
Сукцессия аллогенная 99, 117, 118, 119, 124–129, 137, 144
– гейтогенез 118, 124, 126–129, 144
– гологенез 118–119, 124, 125–126, 129, 144, 198
– пастбищная дигрессия 24, 25, 27, 28, 127, 140, 157, 211
– радиационная 128–129
– рекреационная 127

- Сукцессия антропогенная 118, 119, 125
Сукцессия природная 118, 119, 125
Сукцессия прогрессивная 118, 119, 122
Сукцессия регрессивная 118, 119
Сукцессия циклическая 85, 111, 115
Сукцессия экспериментальная 129–135
- Тактика популяции онтогенетическая 58
Территориальная единица растительности 184, 197–201, 206, 208
Тип фотосинтеза 28, 79
Топоклин 192–197, 206
 – высотный 192, 193–194, 195
 – широтный 192, 194, 196
Трансбиотические отношения видов в растительном сообществе 80, 86
Трофические отношения между растениями 82–83
- Факторы среды 10, 12, 19–32, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 46, 47, 52, 53
 – абиотические 10, 19, 32, 37, 41, 52, 53, 128, 160
 – антропогенные 20–21, 32, 156
 – биотические 10, 19, 20, 32, 37, 41, 52, 53
 – косвенные 19, 20, 26, 32
 – прямые 19, 32
 – топографические 19
 – эдафические 19
Фенологический спектр 109, 110, 211
Феноритмотип 108–109
Физиогномика 10, 11, 12, 16, 101
Фитогенное поле 77
Фитомасса растительного сообщества 102, 112–113, 114
Фитосоциологическая номенклатура 150, 152, 153, 178, 199
Фитосоциологическая таблица 152, 153, 157
 – валовая 221, 222–223
 – парциальная 221, 235–238, 239
 – синоптическая 222, 236, 238–244
 – синтетическая 221, 222, 235–238
Фитосоциологический спектр 189, 190
Фитосоциология 72, 199, 212
Фитофаг 10, 20, 41, 57, 67, 79, 83–85, 87, 90, 92, 98, 107, 114, 129
Фитохория 5, 7, 8, 32, 184, 187, 192
Фитоценология 7, 8, 10, 45, 55, 72, 75, 101, 107, 108, 132, 137, 141, 142, 145,
 179–181, 199, 216
Фитоценон 158, 181, 199, 216, 221, 223, 228, 230–238, 239, 240
Фитоценотип 45, 51, 180
Фитоценотический горизонт 102

Флора

- гамма-разнообразие 184, 185, 190–191, 207
- конкретная 185–186, 189, 191
- региональная 185, 186, 191

Флюктуации растительного сообщества 111–112, 115, 136

Формация 146, 147, 202, 203

Формула древостоя 220

Формы роста 11, 21, 70

Хроноклин 131, 133, 142, 143

Ценомеры 197, 199

Ценопопуляция 53, 59

Ценохоры 197–199, 202, 208

Центробежная модель организации растительности 43, 134

Циклическая изменчивость растительных сообществ 8, 85, 95, 112

Шкала (проективного покрытия) Браун-Бланке 218

Шкалирование растительности 192, 198, 206

Эвритоп 26, 27, 29, 147, 156, 222

Эдификатор 45, 51, 52, 78, 91, 93, 154, 180, 213

Экоклин 23, 74

Экологическая ниша 33, 37, 39–43, 48, 52, 62, 91, 92–94, 102, 103, 107, 109, 121, 124, 131, 132, 135, 138, 139, 144, 180

– реализованная 33, 41–43, 46, 48, 52, 93

– регенерационная 43, 57, 66, 80, 121

– фундаментальная 33, 41–43, 46, 48, 52

Экологическая физиология растений 5, 8

Экологические шкалы 27–28

– Л.Г. Раменского 27, 28, 76

– Э. Ландольта 76

– Х. Элленберга 76

Экологическое равновесие 78, 83, 84, 85

«Экология экологов» 146, 177, 212

Экоморфа 16, 21, 22, 146

Экосистема 5, 18, 40, 48, 56, 66, 82, 83, 85, 87, 88, 90, 92, 112, 113, 121, 127, 134, 144, 147

Экотип 57, 139

Экотон 74, 100, 148

Экотонный эффект 99

Экотоп 19, 29, 33, 37, 42, 53, 75, 76–77, 83, 91, 94, 95, 97, 98, 114, 165, 206

Экспериментальная фитоценология 132

Эндифит 87–88

Эндозоогенез 117, 118, 144

Эпекофит 36

Эпифит 13, 14, 82, 93, 96

Эргазиофит 35, 188, 189

Эфемер 15, 49, 162, 164

Эфемероид 48, 80, 109

Эфемерофит 35, 188

Эффект группы 79, 122

Ярусность 102, 114, 120

Список сокращений

ЖФ – жизненная форма
ИЛП – индекс листовой поверхности
МДК – междисциплинарный комплекс
НОР – наука о растительности
ПР – популяция растений
ФР – форма роста
ФТР – функциональный тип растения
ЭГ – экологическая группа
ЭИП – эмпирический интервал присутствия
ЭМП – элементы минерального питания
ЭФС – эколого-фитоценотическая стратегия
ЭЦГ – эколого-ценотическая группа
НС – полусмен
VA – везикулярно-арбускулярная микориза

Оглавление

Предисловие	5
Введение. МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ КОМПЛЕКС НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО СТРУКТУРА	7
Часть 1. ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ	9
Глава 1. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ	11
1.1. Система ЖФ К. Раункиера и ее развитие	12
1.2. Функциональные типы растений (ФТР)	15
1.3. Развитие физиогномики в российской традиции	16
1.4. Основные положения главы 1	18
Глава 2. ОТНОШЕНИЕ ВИДОВ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ	19
2.1. Классификация факторов среды. Комплексные градиенты	19
2.2. Основные подходы к изучению экологии видов	21
2.2.1. Ординация видов	22
2.2.2. Выделение ЭГ с использованием экологических шкал	27
2.2.3. Выделение ЭГ физиологическими методами	28
2.2.4. Использование результатов классификации растительности	30
2.3. Основные положения главы 2	32
Глава 3. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ	33
3.1. Современные представления об ареалах	33
3.2. Критерии оценки географии видов	34
3.3. Адвентивные виды	35
3.4. Основные положения главы 3	36
Глава 4. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ	37
4.1. Теоретические предпосылки концепции	37
4.1.1. Конкуренция между видами растений	37
4.1.2. Экологическая ниша	39
4.2. Системы ЭФС	43
4.2.1. Система Маклиода – Пианки	44
4.2.2. Система Раменского – Грайма	44
4.3. Фитоценоотипы	51
4.4. Основные положения главы 4	52
Глава 5. ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ	53
5.1. Понятие фитоценотической популяции	53
5.2. Сравнение популяций растений и животных	54
5.3. Регулирование плотности и распределение популяций растений в пространстве	55
5.4. Признаки популяции растений	56
5.5. Гетерогенность популяции растений	56
5.5.1. Факторы гетерогенности ПР	57
5.5.2. Онтогенетическая тактика ПР	58
5.5.3. Возрастной состав ПР	58
5.5.4. Виталитет ПР	60
5.5.5. О некоторых других формах гетерогенности ПР	62
5.6. Банки диаспор и проростков	62
5.7. Популяции клональных растений	63

5.8. Различия ПР видов с разными типами стратегий	64
5.9. Популяции споровых растений	64
5.10. Основные положения главы 5	66
Глава 6. ОБОБЩЕНИЕ: ОБЗОР КОНТИНУУМОВ ОРГАНИЗМЕНННОГО, ПОПУЛЯЦИОННОГО И ВИДОВОГО УРОВНЕЙ И ИХ РЕДУКЦИЯ	68
Часть 2. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ	71
Глава 7. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)	73
7.1. Концепция континуума	73
7.2. Факторы организации растительных сообществ	75
7.2.1. Экотоп. Геоботаническая индикация	75
7.2.2. Взаимоотношения растений в сообществе	76
7.2.3. Влияние на взаимоотношения между растениями гетеротрофных компонентов экосистем	83
7.2.4. Роль нарушений	90
7.3. Полиmodelьная концепция растительного сообщества	91
7.4. Роль дифференциации (упаковки) ниш в сообществе	92
7.5. Роль отношений типа «нейтральность» в сообществе	94
7.6. Основные положения главы 7	94
Глава 8. ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА	95
8.1. Видовое богатство	95
8.1.1. Кривая «число видов/площадь»	95
8.1.2. Гипотезы объяснения видового богатства	97
8.1.3. Градиенты видового богатства	99
8.2. Структура (синморфология)	101
8.2.1. Вертикальная структура	101
8.2.2. Горизонтальная структура	104
8.2.3. Синузии	107
8.3. Циклические изменения структуры	108
8.3.1. Сезонные (фенологические) изменения	108
8.3.2. Разногодичные изменения (флуктуации)	111
8.4. Биологическая продукция и фитомасса	112
8.5. Основные положения главы 8	114
Глава 9. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНДИНАМИКА)	115
9.1. История изучения синдинамики	115
9.2. Основные формы динамики растительности	117
9.3. Характеристика основных вариантов сукцессий	119
9.3.1. Простые автогенные сукцессии (с одной моделью)	119
9.3.2. Сложные автогенные сукцессии (со сменой модели)	122
9.3.3. Аллогенные сукцессии	124
9.3.4. Сукцессии сложной автогенно-аллогенной природы	129
9.4. Экспериментальные сукцессии	129
9.4.1. Сукцессии на залежах	129
9.4.2. Сукцессии в «агростепи»	130
9.4.3. Сукцессии в травосмесях	132
9.4.4. Рекультивационные сукцессии при техногенных нарушениях ..	133
9.4.5. Другие варианты экспериментальных сукцессий	133
9.5. Концепция климакса в растительности	135
9.6. Эволюция фитоценозов	137
9.6.1. Модель сеткообразной эволюции	137
9.6.2. Антропогенная эволюция	139

9.7. Методы изучения динамики растительности	141
9.8. Основные положения главы 9	144
Глава 10. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	145
10.1. Синтаксономия и таксономия	145
10.2. Основные подходы к классификации	146
10.2.1. Классификации по доминантам	146
10.2.2. Биомы	147
10.2.3. Флористическая классификация (подход Браун-Бланке)	148
10.3. «Континуализация» синтаксономии	154
10.3.1. Развитие теории	154
10.3.2. Развитие методов	156
10.4. Список и краткая характеристика высших единиц растительности России (по Н.Б. Ермакову [2012])	160
10.5. Основные положения главы 10	177
Глава 11. ОБОБЩЕНИЕ: ПАРАДИГМЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ОБЗОР ОСНОВНЫХ КОНТИНУУМОВ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ	179
11.1. Парадигмы фитоценологии	179
11.2. Основные континуумы фитоценотического уровня и их редукция ...	179
Часть 3. ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ	183
Глава 12. ФЛОРЫ	185
12.1. Региональные флоры	185
12.2. Конкретные флоры	185
12.3. Анализ состава флор	186
12.4. Изучение гамма-разнообразия	190
12.5. Основные положения главы 12	191
Глава 13. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ	192
13.1. Шкалирование растительности	192
13.2. Построение топоклинов	192
13.3. Территориальные единицы растительности	197
13.3.1. Природа и масштаб ценохор	197
13.3.2. Симфитосоциология	199
13.4. Районирование растительности	201
13.5. Бета-разнообразие	203
13.6. Основные положения главы 13	206
Глава 14. ОБОБЩЕНИЕ: ОСНОВНЫЕ КОНТИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИНФРАЦЕНОТИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ	207
Дополнение. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ НАУЧНЫХ ТРАДИЦИЙ НОР	209
НАУЧНЫЕ ТРАДИЦИИ В ЗАРУБЕЖНОЙ НОР	209
Южно-европейская (франко-швейцарская) традиция	209
Немецкая традиция	209
Англоязычная традиция	210
Прибалтийско-скандинавская традиция	210
РОССИЙСКАЯ ТРАДИЦИЯ	211
Предыстория (до 1917 г.)	211
История (1917–1960 гг.)	212
Современная НОР (после 1960 г.)	213
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	214

Приложение. ОРГАНИЗАЦИЯ ПРАКТИКУМА ПО КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДОМ БРАУН-БЛАНКЕ	215
Часть 1. МЕТОДИКА ОПИСАНИЯ И КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПОДХОДА БРАУН-БЛАНКЕ	217
1.1. Рекогносцировка и аналитический этап классификации	217
1.2. Синтетический этап классификации	221
<i>Составление валовой неупорядоченной таблицы</i>	
<i>и таблицы постоянства</i>	<i>222</i>
<i>Разделение таблицы постоянства на активную и пассивную</i>	<i>227</i>
<i>Выделение фитоценозов (переупорядочение столбцов)</i>	<i>230</i>
<i>Составление парциальных синтетических таблиц</i>	<i>235</i>
<i>Составление итоговой синоптической таблицы</i>	
<i>и синтаксономический анализ</i>	<i>238</i>
Часть 2. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	246
Литература	251
Указатель терминов	265
Список сокращений	275

Учебное издание

**Миркин Борис Михайлович
Наумова Лениза Гумеровна**

**ВВЕДЕНИЕ
В СОВРЕМЕННУЮ НАУКУ
О РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

Редактор издательства *А.Л. Апидралантов*
Макет *Ю.В. Мосейчик*

Подписано к печати 26.06.2017
Формат 70×100 1/16. Бумага офсет №1,80 г/м².
Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Уч.-изд. л. 24 л. Тираж 500 экз.

Издательство ГЕОС
125315 Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3–114
Тел./факс: 8 (495) 959-3516, 8 (499) 152-1914, 8 (926) 222-3091
e-mail: geos@ginras.ru
сайт: www.geos-books.ru

Отпечатано с готового оригинал-макета в ОАО «Альянс «Югполиграфиздат»
ООО «Т-Пресс» 400001, г.Волгоград, ул. КИМ, 6.